

THÈSE DE
PARIS.
1882.
N^o 42.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

L. MANGIN

Agrégé des Sciences naturelles, professeur au lycée Louis-le-Grand.

1^{re} THÈSE. — ORIGINE ET INSERTION DES RACINES ADVENTIVES ET
MODIFICATIONS CORRÉLATIVES DE LA TIGE CHEZ LES
MONOCOTYLÉDONES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 19 novembre devant la commission d'examen

MM. HÉBERT.	<i>Président.</i>
DUCHARTRE.	} <i>Examineurs.</i>
BERT.	

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de médecine

1882.

SÉRIE A, N° 54.

N° D'ORDRE

495

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

L. MANGIN

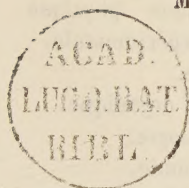
Agrégé des Sciences naturelles, professeur au Lycée Louis-le-Grand.

1^{re} THÈSE. — ORIGINE ET INSERTION DES RACINES ADVENTIVES ET
MODIFICATIONS CORRÉLATIVES DE LA TIGE CHEZ LES
MONOCOTYLÉDONES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 29 novembre devant la commission d'examen

MM. HÉBERT	<i>Président.</i>
DUCHARTRE	} <i>Examineurs.</i>
BERT	



PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de médecine

1882

ACADÉMIE DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

Doyen. MILNE-EDWARDS, Professeur. Zoologie, Anatomie,
Physiol. comparée.

Professeurs honoraires. { DUMAS.
PASTEUR.

	P. DESAINS.	Physique.
	N.	Mécaniq. rationnelle.
	PUISEUX.	Astronomie.
	HÉBERT.	Géologie.
	DUCHARTRE.	Botanique.
	JAMIN.	Physique.
	SERRET.	Calcul différentiel et intégral.
	DE LACAZE-DUTHIERS. . .	Zoologie, Anatomie, Physiol. comparée.
Professeurs.	BERT.	Physiologie.
	HERMITE.	Algèbre supérieure.
	N.	Calcul des probabili- tés, Physiq. math.
	BOUQUET.	Mécanique physique et expérimentale.
	TROOST.	Chimie.
	WURTZ.	Chimie organique.
	FRIEDEL.	Minéralogie.
	OSSIAN BONNET.	Astronomie.
	DARBOUX.	Géométrie supérieure.
	DEBRAY.	Chimie.

	{	BERTRAND.	Sciences mathémat.
Agrégés.	{	J. VIEILLE.	<i>Id.</i>
	{	PELIGOT.	Sciences physiques.

Secrétaire. PHILIPPON.

A

M. PH. VAN TIEGHEM

MEMBRE DE L'INSTITUT

PROFESSEUR AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

Hommage respectueux.

A

M. G. LE MONNIER

PROFESSEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES,
DIRECTEUR DU JARDIN BOTANIQUE DE NANCY.

Témoignage de reconnaissance et d'affection.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

ORIGINE ET INSERTION
DES
RACINES ADVENTIVES

ET MODIFICATIONS CORRÉLATIVES DE LA TIGE CHEZ LES
MONOCOTYLÉDONES

Par **L. MANGIN**

Agrégé des Sciences naturelles, professeur au lycée Louis-le-Grand.

INTRODUCTION.

Le présent travail a pour objet l'étude de l'origine des racines adventives chez les Monocotylédones, et des modifications corrélatives de la présence de ces organes dans la morphologie interne de la tige.

Les nombreuses et remarquables recherches publiées en France et à l'étranger, depuis quarante ans, sur l'anatomie des Monocotylédones, ont laissé sans solution précise cette partie de l'histoire des Plantes. L'attention des botanistes, attirée surtout par les relations vasculaires de la tige et des feuilles, par le mode de croissance de la tige dans les plantes vasculaires, fut détournée de l'observation des racines adventives et de leur évolution. Aussi, à part le mémoire déjà ancien de M. Trécul et les travaux récents de MM. Falkenberg et de Bary, nous ne possédons, pour l'étude de ces organes, que des documents

incomplets portant sur des faits isolés, documents souvent contradictoires.

La propriété générale que possède la tige, chez les Monocotylédones, de développer normalement des racines adventives, destinées à remplacer la racine principale et son système ramifié dont l'existence est éphémère, était cependant connue, et méritait de fixer l'attention des anatomistes.

Je me suis proposé d'apporter quelque lumière dans cette partie encore obscure de la morphologie générale des Monocotylédones.

Les recherches que je vais exposer sont le développement d'une note présentée à l'Académie des sciences, en 1880, et dans laquelle j'énonçais les résultats obtenus.

J'ignorais à ce moment l'existence du mémoire de M. Falkenberg qui enlève à quelques-uns des faits que j'avais présentés comme nouveaux leur originalité. J'ai pris connaissance de cet excellent travail, et sa lecture m'ayant révélé des contradictions avec les faits établis par les botanistes contemporains ou antérieurs, je me suis cru autorisé à continuer l'étude que je m'étais imposée, en l'étendant à un très grand nombre de plantes.

Les observations anatomiques consignées dans ce mémoire comportent : 1° l'examen des tissus des plantes à l'état adulte; 2° l'étude du développement de ces tissus aux dépens du point végétatif; 3° enfin le développement des plantules issues de la germination des graines.

Pour réaliser cette triple étude, j'ai employé le procédé des coupes pratiquées, au sein des organes soumis à l'examen, dans les directions les plus convenables. Cette méthode des « coupes en long et en travers » a été critiquée, il est vrai, mais on n'a pas, que je sache, proposé d'autre moyen pour étudier la structure interne des organes.

A l'observation des coupes, j'ai joint des préparations obtenues par dissection et par macération, en utilisant la résistance variable des tissus aux agents chimiques (alcalis,

acides) ou aux agents de putréfaction (Bactéries). J'ai pu isoler ainsi des régions souvent étendues du système fasciculaire. Enfin, j'ai employé presque toujours, concurremment avec ces deux procédés, les réactifs colorants, tantôt pour séparer les divers tissus, tantôt pour colorer le protoplasma et saisir ainsi plus nettement les manifestations de son activité.

HISTORIQUE.

Le développement des racines adventives chez les Monocotylédones et l'étude de leurs relations avec la tige n'ont pas fait jusqu'ici l'objet de recherches nombreuses. Aussi, aurais-je pu réduire la partie historique de ce travail, si je n'avais jugé utile de donner une revue rapide des opinions qui ont été successivement émises sur la morphologie interne des Monocotylédones. Cette revue, nécessitée par les modifications importantes qu'on observe dans la tige lorsqu'elle développe des racines adventives, me permettra de signaler les faits anatomiques relatifs au sujet plus spécial de ce travail.

Sans remonter jusqu'au moment où Gaudichaud et Dupetit-Thouars affirmaient dans leurs travaux la théorie du phyton, je partirai de l'époque où la théorie de l'endogénie, créée par Daubenton et Desfontaines, fut définitivement renversée, vers 1840, par les travaux publiés en France et à l'étranger.

Le premier mémoire, tout spécial, que j'ai à examiner est celui où M. Trécul a consigné ses résultats sur l'origine des racines (1).

Après un court exposé historique, l'auteur étudie le développement de ces organes chez quelques Phanérogames. Il voit les racines apparaître à la surface du corps central sous la forme d'un petit mamelon cellulaire « d'un tissu si délicat qu'elles n'offrent pas encore d'organisation bien distincte » Un peu plus tard, ce mamelon se différencie en trois régions : corps central, écorce et coiffe. Les racines commencent, suivant l'auteur, leur évolution, tantôt sur un faisceau horizontal (*Tradescantia*), ou sur les mailles d'un réseau fibrovasculaire enveloppant la tige (*Iris germanica*), tantôt enfin à la surface du corps ligneux de celle-ci (*Pothos*, Seigle, Avoine). M. Trécul, n'ayant pas étudié la première ébauche des

(1) Trécul, *Sur l'origine des racines* (Ann. sc. nat., t. VI, 3^e série, 1846).

racines, n'a pas vu que les faisceaux sur lesquels elles se développent, constituent un système particulier dont l'évolution est plus tardive et qui les unit aux faisceaux communs de la tige.

Après avoir signalé l'existence normale de racines rudimentaires latentes dans certaines plantes, l'auteur affirme « que les faisceaux des racines adventives naissent au contact du système fibro-vasculaire de la tige et s'introduisent ensuite dans le rudiment de racine. Il n'a jamais vu, dans les plantes observées par lui, les vaisseaux naître dans la racine et se diriger plus tard vers les faisceaux de la tige pour se mettre en communication avec eux ».

Dans le remarquable mémoire sur l'anatomie des Palmiers, où Mohl (1) établit le type auquel on ramène encore aujourd'hui le plus grand nombre des Monocotylédones, on trouve, au sujet du développement des racines adventives, des idées différentes. Ces organes naissent, d'après Mohl, à la surface de la couche fibreuse du corps central de la tige, où ils constituent « une formation indépendante possédant un système particulier de faisceaux vasculaires, qui non seulement s'allongent vers l'extérieur sous le sommet de la racine, mais encore, par leur extrémité tournée vers la tige, croissent vers le centre de celle-ci à partir de la masse de tissu constituant l'ébauche du bourgeon radiculaire, forment un plexus avec les faisceaux de la tige et s'appliquent sur eux ». « Cette indépendance n'est pas douteuse, puisqu'à l'origine les faisceaux vasculaires de la racine sont entièrement séparés de ceux de la tige. »

On le voit, les affirmations de Mohl (2) sont exactement l'opposé de celles que M. Trécul publia quelques années après. L'auteur ajoute que plus tard, quand la différenciation des

(1) Mohl und Martius, *De Palmarum structura*. Monachii, 1831. H. von Mohl, *Vermischte Schriften*, Tübingue, 1845.

(2) *Vermischte Schriften*, p. 172.

issus est terminée, les faisceaux de la racine contractent d'étroites connexions avec ceux de la tige (1), ceux de la périphérie s'élargissent en rayonnant à la surface du corps central de la tige, tandis que ceux du centre s'insinuent entre les faisceaux communs et pénètrent plus ou moins profondément dans la tige. Jamais Mohl n'a vu les faisceaux de la racine se transformer en faisceaux communs, et il a toujours rencontré, au lieu d'insertion de celle-ci, des groupes de vaisseaux courts, anastomosés en réseau, servant de lien entre le système vasculaire de la racine et celui de la tige.

L'auteur insiste sur l'indépendance de ces deux systèmes, malgré l'opinion de Mirbel (2) qui avait constaté, dans le *Phoenix dactylifera*, une pénétration plus profonde des faisceaux de la racine, et supposait même que quelques-uns d'entre eux, s'étendant très loin vers le sommet de la tige, contribuaient à former le système vasculaire des feuilles.

Meneghini (3) confirme les idées de Mohl concernant les tiges des Palmiers, car il annonce que si les faisceaux de la racine passent immédiatement dans la feuille chez un jeune *Chamærops*, les rapports sont tout autres chez une tige âgée, où la plupart des faisceaux de la racine se perdent dans la couche ligneuse extérieure; quelques-uns seulement courent plus ou moins loin sous l'écorce. Chez d'autres Monocotylédones arborescentes, Meneghini trouva des rapports différents : quand les racines sont jeunes, leurs faisceaux s'étalent en forme d'étoile sur le corps ligneux; quand elles sont âgées, ils pénètrent plus ou moins dans le corps central.

Ces relations, que Meneghini veut attribuer aux changements survenus dans la circulation de la sève, seraient plus exactement expliquées par le développement continu de nouvelles couches ligneuses qui laisseraient en dedans d'elles les premières racines développées.

(1) *De Palmarum struct.*, fig. 3, pl. 2, *Cocos flexuosa*.

(2) *Comptes rendus*, 1843, t. I, p. 1209.

(3) G. Meneghini, *Ricerche sulla struttura del caule nelle piante Monocotiledoni*. Padoue, 1836.

Quant à la couche fibreuse des Palmiers qui sert de limite au corps central, Mohl montre qu'elle est formée par l'ensemble des terminaisons inférieures des faisceaux des traces foliaires, faisceaux réduits alors à un groupe de cellules allongées à parois épaissies formant le liber dur. Dans sa comparaison de la tige des Palmiers à celle des Monocotylédones arborescentes, Mohl distingue, dans la tige du *Dracæna*, « deux zones de tissu, une zone intérieure sorte de moelle molle qui ne grossit pas avec l'âge de la plante, pendant que la zone extérieure forme une masse compacte et croît plus ou moins avec l'âge. Cette couche extérieure compacte correspond à la couche fibreuse des Palmiers. Au sommet de la tige, on n'en trouve aucune trace, puisqu'elle représente les extrémités inférieures des faisceaux vasculaires destinés aux feuilles ».

Ainsi, Mohl admet l'existence d'un accroissement en épaisseur chez les Palmiers et chez les *Dracæna*; cet accroissement, faible chez les Palmiers à cause de l'exiguïté des faisceaux qui s'y forment, est bien plus important chez les *Dracæna*.

Après avoir supposé d'abord que les faisceaux des feuilles descendaient tous jusqu'à la base du stipe, Mohl, sur les critiques très fondées de Mirbel, abandonne cette idée; mais il ne fait pas connaître son opinion sur le mode de terminaison des faisceaux communs.

A l'époque où parurent les travaux de Mohl, Unger (1) publiait ses recherches sur la structure et l'accroissement des Aloïnées.

Les conclusions qu'il formule relativement à l'origine des faisceaux extérieurs du corps central des Aloïnées, et au mode d'accroissement de ces plantes, sont semblables à celles de Mohl.

Avec ce dernier observateur, Unger s'élève contre l'assimilation du tissu lignifié qui limite extérieurement le corps cen-

(1) Unger, *Über den Bau und das Wachsthum des Dicotyledonenstammes*. Saint-Petersbourg, 1840.

tral de certaines Smilacées (*Smilax*, *Ruscus racemosus*) au corps ligneux à développement continu des Aloïnées et des Palmiers. Cette assimilation fut tentée par Mirbel (1) qui figura, pour rendre plus frappante la similitude de structure, des coupes de *Dracæna reflexa* et de *Smilax horrida*.

Suivant Unger (2) et Mohl (3), le corps ligneux des *Smilax* est formé par l'épaississement et la lignification des cellules du parenchyme qui enveloppe les faisceaux libéroligneux les plus extérieurs, il ne représente nullement un anneau d'accroissement lignifié.

Unger appelle en outre (4) l'attention sur la constitution des tiges de Graminées (*Zea polystachia*), qui présentent aux nœuds un réseau de faisceaux anastomosés occupant toute la section de la tige, et formés par les ramifications des faisceaux communs. C'est à ce réseau que viennent s'appliquer les faisceaux rayonnants des racines adventives.

Après avoir constaté l'importance de cet enracinement (*Inradicirung*) des faisceaux de la racine, l'auteur insiste, comme l'avait déjà indiqué M. Mohl, sur l'indépendance des faisceaux de cet organe et de ceux de la tige.

Karsten (5) ajoute peu aux observations de ses devanciers, dont il adopte les idées sur la relation des racines avec le stipe des Palmiers; mais il repousse l'assimilation de la couche fibreuse des Palmiers à la couche ligneuse des *Dracæna*. Cette dernière formation est, d'après lui, secondaire, et les faisceaux qu'elle renferme, indépendants des faisceaux communs, ne représentent nullement les terminaisons inférieures de ceux-ci, comme l'avaient affirmé Unger et Mohl.

Suivant Karsten, il existe, chez les Monocotylédones jeunes,

(1) Mirbel, *Annales du Muséum*, 1809, t. XIII, pl. 8.

(2) Unger, *loc. cit.*, p. 55.

(3) Mohl, *loc. cit.*, § 39.

(4) Unger, *loc. cit.*, p. 34.

(5) Karsten, *Vegetations organe der Palmen* (*Abhandlungen der Kön. Akad. zu Berlin*, 1847).

un manteau cylindrique de tissu cambial séparant la moelle de l'écorce. Ce manteau, dans lequel se trouvent placées, chez les Palmiers, les extrémités inférieures des faisceaux vasculaires, développe fréquemment, et de bonne heure, un tissu lignifié qui enveloppe dans un cercle les faisceaux libéro-ligneux les plus extérieurs. Karsten désigne cet anneau ligneux sous le nom de *Holzcyylinder*. D'après lui, on trouve généralement, dans les tiges bien développées, à la place du cylindre cambial un cylindre ligneux englobant les terminaisons des faisceaux communs.

Karsten montre, le premier, que les faisceaux qui occupent la périphérie du corps central s'anastomosent ensemble, et figure le réseau formé dans le *Colocasia esculenta* (1).

Quand le cylindre ligneux est ainsi constitué, suivant l'auteur, la tige ne subit pas de nouvelles modifications, elle a acquis ses dimensions définitives, c'est ce qui arrive notamment pour les Palmiers, Pandanées, Aroïdées, Orchidées, etc.

Karsten ajoute que parfois le cylindre ligneux ne se constitue pas; après le développement des tissus, « on aperçoit à la limite de l'écorce et du cylindre central une formation cambiale qui développe, par la division répétée de ses cellules, une couche assez épaisse de tissu ». C'est par l'activité de ce tissu formateur que les pédoncules floraux des Liliacées et des Scitaminées acquéreraient un cylindre compact de faisceaux libériens à l'intérieur d'une écorce étroite (2).

D'autres fois, cette formation cambiale demeurant longtemps active, provoquerait la formation de parenchyme (*Furcroya*) ou d'une couche ligneuse à développement centrifuge (*Dracæna*, *Crinum*) (3).

Enfin, c'est dans la couche cambiale qu'apparaîtraient les bourgeons et les racines latérales (4), qui, d'après Karsten,

(1) Karsten, *loc. cit.*, pl. IV, fig. 3 et 4.

(2) Karsten, *loc. cit.*, Paragr. intitulé : *Vergleichung des Baues der Palmen mit dem der übrigen Monocotylen*, p. 170.

(3) Karsten, *loc. cit.*, p. 171.

(4) Karsten, *loc. cit.*, p. 184 et suiv.

ne se distinguent pas les uns des autres dans leur première évolution.

En séparant ainsi, et avec raison, la formation des faisceaux de la couche fibreuse des Palmiers, et celle de la couche ligneuse des *Dracæna*, Karsten réalise un progrès important sur les idées mises en circulation par ses prédécesseurs, mais l'emploi du terme « cambium », pour désigner des tissus générateurs différents par leur origine et leurs produits, enlève à ses conclusions beaucoup de valeur et introduit une confusion regrettable dans les descriptions anatomiques.

Schacht n'a pas su éviter, malgré l'exemple de Karsten, la confusion qui résulte de l'emploi de termes anatomiques sans définition précise. Il a même exagéré ce défaut dans l'ouvrage (1) où il expose ses idées originales sur la structure et le développement de la tige dans les plantes supérieures.

Dans toutes les plantes vasculaires, Schacht trouve, entre la moelle et l'écorce, un anneau de tissu en voie de division qu'il appelle cercle cambial (*Cambiumring*) ou anneau d'épaississement (*Verdickungsring*).

Cet anneau d'épaississement se lignifie plus ou moins tôt, suivant lui, chez les Monocotylédones, et, dans ce cas, la tige ne s'épaissit pas davantage; mais quand cet anneau demeure actif, comme cela a lieu, toujours d'après lui, chez les *Dracæna*, *Pandanus* et quelques Palmiers, la tige peut acquérir un diamètre assez considérable.

On le voit, nous abandonnons, avec Schacht, les idées de Karsten sur les Palmiers, pour revenir à l'ancienne opinion de Mohl. L'auteur émet, au sujet de l'apparition des faisceaux

(1) Schacht, *Die Pflanzenzelle*. Berlin, 1852, Consultez principalement :

- a. *Der Verdickungsring*, 246-254; *Der Verdickungsring bei Dracæna; Bedeutung der Verdickungsring*, 252;
- b. *Die Gefässbündel der Pflanzen*;
- c. *Die Axe und das Keimlager der Jungenpflanze*, 292;
- d. *Die Wurzel*, 299;
- e. *Das Wachstum der Pflanzen*, 318-325.

dans l'anneau de cambium, des idées inexactes : à son avis, la couche cambiale ne forme jamais de nouveaux faisceaux, elle favorise seulement, par ramification, la multiplication des faisceaux vasculaires déjà formés. Il appuie ses idées par l'observation du *Dracæna ferrea*, et il conclut que, dans toute l'étendue de la plante, les faisceaux fibro-vasculaires sont en connexion immédiate. Nous devons repousser cette interprétation sur l'absence de formation des nouveaux faisceaux au sein de la couche cambiale, en retenant cependant des vues de l'auteur ce fait important : la communication dans tout le corps de la plante des faisceaux fibro-vasculaires.

Les racines adventives se développent, d'après Schacht, aux dépens du cambium.

Quand ce dernier se lignifie complètement, les racines ne peuvent se former qu'au voisinage du sommet de l'organe en voie de croissance : tige ou racine; si le cambium (1) garde longtemps son activité, les racines peuvent se développer sur toute l'étendue de la tige.

L'apparition des racines latérales aux nœuds de beaucoup de Graminées (*Zea polystachia*) et d'Aroïdées (*Caladium*) s'expliquerait, suivant l'auteur, par la persistance en ces régions de l'anneau cambial, dont les cellules, par leurs divisions répétées, favoriseraient non seulement le développement des organes latéraux, mais peut-être aussi l'épaississement de ces régions. C'est encore au cambium que Schacht rattache la couche germante (*Keimlager*) des plantes bulbifères, qui développe tardivement de nombreuses racines latérales.

L'anneau cambial, ou anneau d'épaississement, jouerait donc un rôle important. C'est lui qui déterminerait la forme du corps ligneux, la ramification des faisceaux vasculaires; il tiendrait sous son influence la formation des racines latérales, des bourgeons et des feuilles. En somme, le cambium développerait presque tout le corps de la plante.

Schacht, n'établissant aucune différence entre les tissus

(1) *Loc. cit.*, p. 322.

formés par l'activité du sommet de la tige, et ceux qui prennent naissance postérieurement à l'édification première de celle-ci, nous ramène en arrière et bien loin des observations de Kars-ten. La confusion qu'il a établie entre les différents tissus formateurs montre la nécessité d'une revision de la nomenclature de ces tissus.

C'est à M. Nägeli (1) que revient le mérite d'avoir introduit, dans cette partie si confuse de la morphologie, une classification claire et précise. Sa nomenclature des tissus n'a pas été conservée intégralement, mais quelques-uns des noms qu'il a proposés, répondant à une utilité réelle, sont devenus d'un usage courant.

M. Nägeli appelle *méristème primitif* le tissu jeune, formé de parenchyme homogène dont les cellules se divisent sans cesse, et qui occupe le sommet des axes en voie de croissance. C'est par les divisions répétées de ses cellules que ce tissu engendre les parties durables des organes.

Le nom de *méristème secondaire* est réservé aux tissus formateurs qui apparaissent, dans certaines conditions, au sein d'organes où l'activité du méristème primitif a disparu. Enfin, le terme *cambium* désigne le tissu formateur à cellules allongées qui se divisent seulement par des cloisons longitudinales; les produits de son activité sont constitués par du bois, du liber et des rayons médullaires. On distingue le *procambium* ou ébauche des faisceaux vasculaires au sein du méristème primitif, et le *cambium* proprement dit, qui représente la couche génératrice des formations secondaires ligneuses et libériennes chez les plantes Dicotylédones et Gymnospermes.

A la suite de son exposition sur la classification des tissus, M. Nägeli (2) étudie, sur quelques espèces choisies comme types, la structure des plantes vasculaires. En ce qui concerne les Monocotylédones, qui nous intéressent seules ici, le plus

(1) Nägeli, *Beiträge zur Wissenschaftlichen Botanik*. Leipzig, 1858, Heft I, p. 1 et suiv.

(2) Nägeli, *loc. cit.*, paragr. intitulé : *Monocotyledonentypus mit begrenzter Bildung von Fibrovascularsträngen*, p. 19.

grand nombre des familles, y compris les Palmiers, constituent un premier groupe avec formation limitée de faisceaux fibro-vasculaires.

Dans le *Chamædorea elatior* pris pour type, les faisceaux libéroligneux sortent tous, d'après l'auteur, du méristème primitif à l'état de procambium, et, quand ces faisceaux ont pris l'état durable, l'accroissement en épaisseur cesse. M. Nägeli repousse l'existence d'un anneau cambial, admise par Schacht pour le *Chamædorea* et les autres Palmiers; il pense que ce prétendu cercle d'épaississement n'est autre chose que le reste du méristème primitif, qui, à la limite de l'écorce et de la moelle, se conserve à l'état actif un peu plus longtemps que dans le centre.

À côté des plantes rapportées au type précédent et qui constituent la majorité des Monocotylédones, il existe un certain nombre d'espèces avec formation illimitée de faisceaux fibro-vasculaires. M. Nägeli prend pour type le *Calodracon Jacquinii* (1).

Du méristème primitif se séparent de nombreux faisceaux de cambium, tandis que le tissu qui les sépare persiste encore un certain temps à l'état de division, et se cloisonne de préférence en direction horizontale. Outre les faisceaux de cambium, il persiste à la périphérie une couche annulaire de tissu en voie de division. Cette couche de méristème sépare la moelle de l'écorce, et dure aussi longtemps que la vie de la tige ou des rameaux. Elle forme continuellement du parenchyme médullaire dans lequel on aperçoit, çà et là, des faisceaux de procambium; elle développe aussi vers l'extérieur, en faible part, du parenchyme cortical secondaire.

M. Nägeli signale enfin, dans la description de ce dernier type, la différence de structure des faisceaux libéroligneux formés au sein du méristème primitif, et des faisceaux nés dans le méristème secondaire : les premiers contiennent des vais-

(1) Nägeli, *loc. cit.*, paragr. intitulé : *Monocotyledonentypus mit unbegrenzter Bildung von Fibrovasalsträngen.*

seaux spirales, tandis que les derniers, formés par le méristème secondaire, ne renferment que des vaisseaux ponctués.

Tout en réformant le langage scientifique en usage jusqu'à lui pour désigner les tissus générateurs, M. Nägeli a, pour la première fois, distingué avec précision deux types de Monocotylédones. Le premier, caractérisé par l'absence de formation nouvelle de faisceaux après l'évolution des tissus aux dépens du point végétatif, est le plus général et comprend la plus grande partie des Monocotylédones, notamment les Palmiers; le dernier, caractérisé par l'existence de formations secondaires favorisant l'accroissement en épaisseur, est particulier aux Aloïnées et Dracœnées, sur lesquelles Karsten avait émis déjà des vues exactes.

M. Nägeli a, de plus, montré la cause de l'erreur de Schacht, en affirmant que l'*anneau cambial* de cet anatomiste ne serait autre chose que le reste du méristème primitif qui persisterait un certain temps à la limite de l'écorce et du corps central.

Ces vues sont remarquables et, aujourd'hui encore, elles n'ont rien perdu de leur précision; néanmoins elles ne furent pas adoptées immédiatement.

Nous voyons, en effet, Schleiden en 1861, dans son ouvrage sur les fondements de la Botanique (1), retomber dans la nomenclature vicieuse de ses prédécesseurs, tout en professant des idées peu éloignées de celles de M. Nägeli.

Après avoir précisé d'une façon très heureuse les différences fondamentales que présentent les Monocotylédones et les Dicotylédones au point de vue de l'accroissement, et introduit la notion de faisceaux ouverts et de faisceaux fermés, Schleiden étudie l'évolution de la tige en général.

Suivant lui, la multiplication cellulaire, qu'il désigne sous le nom de processus de formation (*Bildungsprocess*), cesse généralement dans chaque article au même moment, et rend impossible à l'avenir l'accroissement en épaisseur.

(1) Schleiden, *Grundzüge der Wissenschaftlichen Botanik*. Leipzig, 1861.

Il indique nettement, pour la première fois, que les différences d'épaisseur des articles successifs d'une même tige, sont dues à l'activité, à l'étendue variable du point végétatif. Quand ce processus de formation conserve son activité en certains points seulement, il détermine dans les tiges la formation d'arêtes, et l'origine des cladodes dans les *Ruscus* s'expliquerait ainsi. L'auteur confond d'ailleurs sous le terme cambium la couche génératrice des Dicotylédones et le méristème secondaire des *Dracena*.

Schleiden n'ajoute rien à nos connaissances sur le développement des racines latérales. Il constate, à la vérité (1), qu'elles naissent dans l'écorce, tout près des faisceaux vasculaires, sous la forme d'un petit groupe de cellules en voie de division, et affectant une forme conique ; mais il ne paraît pas s'être occupé des relations que leur système fasciculaire contracte avec les faisceaux libéroligneux de la tige.

On voit en définitive que Schleiden exprime la même opinion que M. Nägeli relative à l'absence d'un anneau d'épaississement chez la plupart des Monocotylédones.

M. Sanio (2) vient combattre cette opinion, et reprend les idées générales de Schacht, de Karsten et de Mohl, en les appuyant par l'étude de l'évolution comparée des tissus chez les Monocotylédones et les Dicotylédones. D'après ses observations particulières sur les *Ruscus*, on ne trouverait, à l'extrême sommet des jeunes pousses de ces plantes, que trois faisceaux libéroligneux disposés en un cercle autour de l'axe de la tige. Bientôt ces trois faisceaux seraient réunis par une couche annulaire de tissu en voie de division, au sein de laquelle se développeraient, en direction centripète, de nouveaux faisceaux. M. Sanio désigne cette couche sous le nom d'anneau d'accroissement (*Verdickungsring*).

Cet anneau d'accroissement s'élargit peu à peu en laissant

(1) *Loc. cit.*, p. 342.

(2) Sanio, *Vergleichende Untersuchungen über die Zusammensetzung der Holzkörpers* (*Botanische Zeitung*, 1863, p. 357 et suiv.).

en dedans de lui les faisceaux formés par son activité ; lorsque le nombre définitif de ceux-ci est atteint, toutes les cellules de l'anneau d'accroissement passent à l'état durable et constituent, en épaississant leurs parois, la gaine externe (*Aussenscheide*) ou le tissu engainant (*Scheidegewebe*) qu'on rencontre à la périphérie du corps central des *Ruscus*.

M. Sanio ajoute enfin que cet anneau d'épaississement, fugitif chez les *Ruscus*, puisqu'il sert à former un nombre déterminé de faisceaux, persiste indéfiniment chez les *Dracæna*, et favorise ainsi la croissance en épaisseur de la tige de ces dernières plantes.

On le voit, M. Sanio reprend, à propos des *Ruscus*, l'ancienne opinion de Mirbel touchant l'analogie des *Dracæna* et des *Smilax*, opinion combattue sur ce point particulier par Mohl et Unger, et que les travaux de Nägeli auraient dû discrediter complètement.

La description de M. Sanio pour les *Ruscus* est cependant très exacte, c'est l'interprétation seule qu'il me paraît difficile d'accepter. Cette description s'applique, en effet, à une région de tige jeune où le méristème primitif est encore en activité. Or je montrerai, dans ce travail, que l'évolution des tissus au sein du méristème primitif peut être divisée en deux phases successives. La première, caractérisée parce que les divisions cellulaires se manifestent dans toute l'étendue de la tige, est localisée dans la région la plus jeune. Plus bas, par suite d'une différenciation précoce au centre de la tige et à la périphérie, le méristème primitif n'existe plus que dans la région moyenne comprise entre la moelle et l'écorce, et les divisions de ses cellules sont pour la plupart parallèles à la surface de la tige : c'est la seconde phase.

C'est cette seconde et dernière phase, que M. Sanio supprime comme phase d'activité du méristème primitif, et qu'il rapporte à l'activité d'un anneau d'épaississement. Cet anneau d'épaississement aurait même, d'après lui, ses initiales propres au sein des cellules terminales de la tige.

Les rapports de l'anneau d'accroissement avec le point

végétatif chez les *Ruscus*, qui sont pour l'auteur « exposés avec une telle clarté qu'ils ne font aucun doute pour lui », auraient gagné à être fixés dans un dessin. Car, abstraction faite de la difficulté qu'on éprouve, dans la plupart des plantes, à séparer ainsi les deux phases de l'activité du méristème primitif, il existe une raison qui doit suffire à faire rejeter l'interprétation de M. Sanio : c'est que les faisceaux primordiaux et les faisceaux formés par l'activité de l'anneau d'épaississement ont, chez les *Ruscus*, la même structure. On savait cependant, depuis M. Nägeli, que les faisceaux secondaires, c'est-à-dire les faisceaux formés par l'activité du méristème secondaire, ont une structure différente de celle des faisceaux primordiaux.

De nouvelles recherches sur l'anatomie des Aloïnées, entreprises par M. Millardet, complètent et précisent les résultats déjà publiés par Unger.

Après Karsten, M. Millardet (1) insiste sur l'indépendance des faisceaux primordiaux occupant la moelle des *Dracæna* et des *Yucca*, et des faisceaux secondaires formés par l'activité de la couche cambiale. Il nous fait connaître la différence de structure de ces deux ordres de faisceaux, et insiste particulièrement sur l'apparition plus ou moins précoce de l'anneau de méristème : rapide chez les *Yucca*, tardive chez les *Dracæna*.

L'auteur observe la première ébauche de la couche cambiale dans les cellules de l'écorce les plus rapprochées du corps ligneux, mais comme il ajoute plus loin que celle-ci peut s'accroître en épaisseur, par des cloisons tangentielles, à sa région interne, on ne peut dire avec précision si les premières cloisons que figure l'auteur sous le nom d'ébauche cambiale, appartiennent bien au cambium, ou si elles représentent seulement l'accroissement graduel de l'écorce, qu'on observe non seulement dans les *Yucca*, mais dans beaucoup d'autres Monocotylédones.

(1) *Mémoires de la Société des sciences naturelles de Cherbourg*, 1865, t. XI.

Le dessin qui figure l'ébauche cambiale n'est pas très clair, car cette ébauche se trouve au sein d'un parenchyme dépourvu de faisceaux, et n'indique pas, comme l'auteur l'annonce, qu'elle se constitue dans les assises corticales les plus voisines du corps ligneux.

Dans le mémoire sur la structure des Aroïdées (1), où M. Van Tieghem distingue les différents types de structure de ces plantes, et montre les rapports qu'ils offrent avec les variations du milieu, nous trouvons un type intéressant qui mérite de fixer l'attention : c'est celui des Aroïdées à couche génératrice permanente.

Les Aroïdées à couche génératrice permanente sont représentées par les Monstérinées, où cette zone génératrice n'occupe qu'une partie de la circonférence de la tige, et par les *Acorus*, où la zone génératrice est complète.

Cette zone génératrice, toujours revêtue, du côté où elle confine à l'écorce, par l'endoderme, contient, d'après l'auteur, « un tissu cribreux et générateur où sont épars des groupes vasculaires formés, les uns d'un certain nombre de vaisseaux étroits rayés et spiralés, les autres d'un gros vaisseau rayé et scalariforme ». M. Van Tieghem n'a pas méconnu l'importance de cette région qui entoure le corps central des Aroïdées, il a entrevu son rôle véritable : celui de servir à la formation des racines latérales, et de constituer un système intermédiaire entre les faisceaux de la tige et de la racine.

En effet, l'auteur s'exprime ainsi au sujet de l'*Heteropsis ovata* : « Cette zone forme autour du corps central, de la base au sommet, un demi-cylindre qui revêt la tige sur sa face inférieure, celle qui correspond aux deux séries parallèles de racines aériennes; ces racines naissent sur cette couche génératrice, chacune au milieu d'un quadrant, et mettent leurs vaisseaux en communication avec ceux qu'elle possède; on comprend donc que si les conditions extérieures sont favo-

(1) Ph. Van Tieghem, *Recherches sur la structure des Aroïdées* (Ann. sc. nat., 5^e série, t. VI, 1866)

rables, les racines pourront se former tout le long de l'entre-nœud, puisque la couche formatrice s'étend sans interruption d'un bout de la tige à l'autre (1). »

L'auteur ajoute, au sujet du *Monstera repens* :

..... « La couche génératrice pourvoit ainsi, non seulement à la formation des faisceaux de racines et au remplacement de ceux qui émergent dans les feuilles, mais encore à la multiplication des faisceaux de la tige (2). » Cette dernière observation est fondée sur l'augmentation du nombre des faisceaux de la tige à deux entre-nœuds différents, augmentation qui dérive de l'activité plus ou moins grande du point végétatif, et non de celle de la couche génératrice.

Enfin, dans ses conclusions générales, M. Van Tieghem signale, parmi les caractères constants des Aroïdées, « la présence à la périphérie du corps central de faisceaux vasculaires, tantôt libres et isolés par du parenchyme, tantôt réunis par du tissu cribreux en une zone commune qui revêt l'axe central sur tout ou partie de la périphérie, mais qui sont toujours les terminaisons inférieures des faisceaux foliaires, et sur lesquels viennent naître et s'insérer les racines adventives (3) ».

Tels sont les faits établis par M. Van Tieghem dans son mémoire, devenu classique, sur la structure des Aroïdées.

Ces recherches si précises, rapprochées de celles que j'ai signalées plus haut, et notamment des recherches de MM. Nägeli, Karsten, Schleiden, Sanio, Millardet, montrèrent une assez grande diversité de structure dans la classe où, pendant longtemps, on crut pouvoir ramener toutes les plantes à un type unique. Aussi semblaient-elles détruire l'unité de la conception du type classique des Monocotylédones que les botanistes, après les remarquables travaux de Mohl, s'accordaient à voir réalisé chez les Palmiers. Mais ces recherches, limitées à quelques familles ou à quelques genres, étaient trop incom-

(1) Van Tieghem, *loc. cit.*, p. 139.

(2) Van Tieghem, *loc. cit.*, p. 145.

(3) Van Tieghem, *loc. cit.*, p. 107.

plètes pour qu'on pût édifier, sur les faits établis, une théorie nouvelle de la structure des tiges chez les Monocotylédones.

De nouveaux travaux étaient nécessaires pour indiquer dans quels cas le schéma de Mohl pouvait être conservé, et quels étaient les types nouveaux qu'on devait lui adjoindre pour exprimer, par quelques exemples, la structure générale d'un des grands groupes de plantes.

C'est en 1876 que parut le mémoire important de M. Falkenberg (1), où l'auteur étudie les organes de végétation d'une trentaine de plantes choisies comme types. Ce travail étant peu connu en France, on me permettra de l'analyser un peu longuement, en laissant de côté les faits intéressants concernant la course des faisceaux, qui ne se rapportent pas directement à mon sujet.

L'auteur s'exprime de la façon suivante, au sujet de la séparation de la tige en écorce et en cylindre central : « Dans la tige des Monocotylédones, une masse interne de tissu est séparée d'une masse externe, l'écorce, et cette séparation est fréquemment rendue visible, sur des coupes transversales de la tige, par la formation d'une gaine limitante. L'origine de cette gaine est double, et suivant qu'elle est formée par les cellules les plus extérieures du corps central, ou par les plus intérieures de l'écorce, elle doit être distinguée comme gaine externe (*Aussenscheide*) ou comme gaine corticale (*Rindenscheide*) (2). »

M. Falkenberg emploie avec M. Sanio le nom de gaine externe, pour désigner la couche à plusieurs assises de cellules prosenchymateuses épaissies, dans laquelle se trouvent emprisonnées les terminaisons inférieures des faisceaux communs.

« Chez les plantes dont la course des faisceaux suit le type des Palmiers, les cellules employées à la formation de la gaine

(1) P. Falkenberg, *Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotylen*. Stuttgart, 1876.

(2) *Loc. cit.*, p. 129.

externe sont celles qui forment la zone de tissu dans laquelle sont placées les terminaisons inférieures des faisceaux communs ; jamais une gaine prosenchymateuse lignifiée n'apparaît indépendamment de cette zone, soit en dedans ou en dehors d'elle. »

..... « En outre, le squelette des racines adventives s'applique régulièrement à la partie des faisceaux fibro-vasculaires placée dans la gaine externe, ou dans la zone de cellules de parenchyme correspondante.

» Le rapport constant dans lequel se tiennent : la gaine externe, les racines adventives et les terminaisons inférieures des faisceaux fibro-vasculaires chez les plantes dont la course des faisceaux correspond au type des Palmiers, nous autorise à comprendre la masse interne de la tige, y compris la gaine externe, comme une partie de tige équivalente sous le nom de cylindre central. »

Ces conclusions s'appliquent aux plantes que l'auteur ramène au type des Palmiers.

Comparant ensuite au groupe précédent les Monocotylédones chez lesquelles il n'apparaît pas de gaine prosenchymateuse externe, l'auteur remarque que la séparation de l'écorce et du cylindre central est indiquée par la course des faisceaux fibro-vasculaires et par l'insertion du squelette des racines adventives. Il fait observer « qu'on ne peut alléguer contre la distinction de l'écorce et du cylindre central l'absence d'une gaine externe, puisque là où l'on constate sa présence, elle n'est pas toujours développée dans toute l'étendue de la tige, mais manque parfois dans les régions inférieures de celle-ci, par exemple chez l'*Aspidistra*, le *Chamædorea* et l'*Epipactis*.

» Les parties inférieures de la tige, chez ces plantes, montrent la structure qu'on observe chez le *Calla* et le *Scindapsus* dans toute l'étendue de la tige où il n'existe pas de gaine externe. »

M. Falkenberg rejette les divers noms donnés par ses prédécesseurs à la gaine externe et examine ses différents états. « Les cellules de cette gaine passant à l'état durable sont

semblables aux cellules du tissu fondamental central ou bien différentes. Dans ce dernier cas, elles demeurent à cloisons minces ou se lignifient fortement.

» Elles restent fréquemment à parois minces, là où elles doivent constituer un centre d'évolution, comme chez les Monocotylédones à accroissement secondaire. La couche la plus extérieure du cylindre central montre aussi fréquemment des cloisons minces dans les rhizomes, où elle se présente comme une couche correspondant au péricambium des racines, dans laquelle se développent les racines adventives. »

Le nom de gaine corticale (*Rindenscheide*) est appliqué par l'auteur à l'assise formée « par la différenciation générale qu'éprouvent les cellules de la couche la plus interne de l'écorce. Là où elle apparaît dans les rhizomes, elle concorde en tous points avec la couche semblable des racines ».

M. Falkenberg décrit les principales modifications de la gaine corticale et discute, pour les rejeter définitivement, les dénominations proposées avant lui pour cette assise limitante. La plupart, en effet, expriment des rapports morphologiques douteux (*Pleromscheide*, *Strangscheide*), ou répondent à un rôle physiologique que l'observation n'a pas confirmé (*Schutzscheide*).

Le terme de gaine corticale (*Rindenscheide*) qui correspond exactement à notre terme *endoderme*, sans rien préjuger du rôle physiologique qui nous échappe encore, indique que cette assise se forme aux dépens de l'assise corticale interne.

Mes observations confirment exactement ces vues de l'auteur et viennent compléter la démonstration qu'il a à peine ébauchée, car le seul fait allégué pour rapporter l'endoderme à l'écorce est la correspondance de cette assise avec l'endoderme des racines adventives.

Après avoir établi nettement la ligne de démarcation de l'écorce et du corps central des Monocotylédones, M. Falkenberg examine le développement des tissus au sortir du point végétatif. Laissant de côté les Monocotylédones à accroissement illimité en épaisseur, il analyse les idées proposées pour

expliquer l'établissement du diamètre définitif de la tige, et insiste spécialement sur les observations de M. Sanio concernant l'anneau d'accroissement fugitif des *Ruscus*.

Il combat l'opinion de Karsten au sujet du *Cambiumcylinder* et celle de M. Sanio sur le *Verdickungsring*. Selon lui, les cellules des tissus formés au sein du méristème primitif conservent un certain temps la faculté de se diviser, et cette faculté de division s'éteint plus tôt dans la partie centrale que dans la région périphérique du corps central de la tige (*Allium*, *Ruscus*). Il résume ainsi les résultats de ses recherches sur ce point :

« 1° Le méristème primitif du sommet de la tige se différencie plus tôt ou plus tard en une masse centrale, et une masse périphérique de tissu.

» 2° Quand ces deux régions sont déjà séparées dans le point végétatif comme *plérôme* et *périblème*, l'écorce, formée plus tardivement, correspond au périblème et le cylindre central au plérôme, soit que les cellules de ce dernier se transforment immédiatement en cellules durables, ou qu'elles soient le siège de divisions tangentielles dont l'effet est d'agrandir le cylindre central.

» 3° Les cellules du tissu fondamental situées à la périphérie du cylindre central, lorsqu'elles sont transformées à l'état de cellules durables, sont parfois identiques à celles du tissu fondamental situées dans le corps central de la tige (*Zea*, *Canna*, *Calla*).

» D'autres fois elles sont à cloisons minces et le tissu lui-même prend l'aspect de méristème (rhizomes de *Maianthemum*, de *Typha*, bulbe d'*Allium*). Enfin elles peuvent en se lignifiant prendre une forme prosenchymateuse.

» Dans cet état, tantôt elles forment un cylindre ligneux nettement séparé du parenchyme central (*Fritillaria*, *Hedychium*), tantôt elles sont reliées aux cellules centrales par des formes de transition (*Asparagus*, *Æchmea*). »

M. Falkenberg n'a pas étudié spécialement les Monocotylédones arborescentes à accroissement illimité en épaisseur ;

aussi se contente-t-il de rapporter les faits connus pour les genres *Dracæna* et *Yucca*, en remarquant les contradictions qui existent entre les résultats publiés. Il étudie enfin les relations des racines avec la tige sur laquelle elles sont insérées.

« La couche la plus extérieure du cylindre central de la racine, le péricambium, correspond à la couche externe à parois minces du corps central de la tige, principalement des rhizomes; et, comme le péricambium est le centre de formation pour les racines latérales, de même cette couche de cellules à parois minces occupant la périphérie du corps central du rhizome est le tissu dans lequel la formation des racines adventives est préparée. »

Enfin l'auteur décrit avec précision le mode d'insertion des faisceaux du corps central des racines adventives sur la tige.

..... « Le squelette fasciculaire de la racine s'élargit en entonnoir et s'applique en forme de disque sur le corps central. Ses faisceaux, après avoir traversé les couches les plus extérieures du corps central, se confondent avec les faisceaux des traces foliaires qui courent superficiellement à l'endroit où se trouvent les racines..... La fusion des faisceaux de la racine avec ceux de la tige se produit le plus souvent après une course indépendante très courte; par exception, ils forment, sur une grande étendue de la tige, une masse de faisceaux fibro-vasculaires isolés propres à la tige, comme chez le *Nidularium rigidum* et chez les Monstérinées. »

J'ai tenu à donner ces citations un peu longues, pour montrer les faits si précis établis par M. Falkenberg. Il repousse, comme on le voit, la conception de l'anneau d'accroissement de M. Sanio, ainsi que l'existence du cylindre cambial de Karsten. Il établit, avec Schleiden et M. Nägeli, que la plupart des Monocotylédones ne s'accroissent pas en épaisseur, et que les tissus qui composent un entre-nœud sont formés par l'activité du méristème primitif.

On peut regretter que M. Falkenberg ait retranché, dans

ses recherches, les Palmiers (1) et les Pandanées, dont l'histoire est encore si peu connue, ainsi que le développement des *Dracena*. Pour ce qui concerne les Aroïdées (2), M. Falkenberg critique le nom de zone génératrice donné par M. Van Tieghem à l'assise si caractéristique des Monstérinées et des *Acorus*. Mais, s'il a bien indiqué le véritable rôle de cette couche chez le *Scindapsus multijugus* (la seule Monstérinée qu'il ait étudiée), il s'est mépris sur l'importance de la formation identique qui entoure le corps central de l'*Acorus Calamus*. Il y a lieu de s'étonner de cette méprise, puisque, ainsi qu'on l'a vu plus haut, M. Van Tieghem avait presque indiqué le rôle de cette couche génératrice, et que, d'autre part, M. Falkenberg a fait connaître le premier, dans les plantes étudiées par lui, quelques-unes des relations précises de la racine et de la tige.

La partie la plus intéressante de son mémoire, par sa nouveauté, est celle que l'auteur consacre aux racines. Il a bien entrevu leur origine, lorsqu'il affirme que la couche la plus extérieure du corps central du rhizome est le centre de formation de ces organes. Mais, poursuivi par son idée de décrire les organes de végétation chez la plante adulte, il ne cherche pas à vérifier cet énoncé par des preuves tirées du développement, et se borne à signaler l'insertion des racines sur la tige. D'après lui, le système fasciculaire des racines s'épanouit toujours en entonnoir à la périphérie de la tige, et jamais on ne voit ses faisceaux pénétrer dans le corps central de la tige et s'insinuer entre les faisceaux communs, ainsi que Mohl l'affirme pour les Palmiers. Cette conclusion inexacte s'explique par le trop petit nombre de plantes étudiées. Quoi qu'il en soit, le mémoire de M. Falkenberg est remarquable par sa précision et la quantité de faits bien observés qu'on y trouve.

Aussi M. de Bary, qui résume dans son ouvrage d'Anatomie

(1) M. Falkenberg s'est borné à l'examen d'une jeune plantule de germination de *Chamaedorea Schiedeana*.

(2) Falkenberg, *loc. cit.*, p. 112.

comparée (1), les travaux publiés jusqu'en 1876, a-t-il fait au mémoire de M. Falkenberg de nombreux emprunts, notamment pour ce qui concerne la course des faisceaux et leur structure.

M. de Bary (2) ne dit rien de l'origine des racines et de l'évolution du système fasciculaire qui les rattache à la tige. Il se borne à décrire les relations qu'on observe quand la différenciation est terminée..... « La division du faisceau de la racine (c'est-à-dire du système fasciculaire de la racine) en plusieurs branches qui s'attachent à plusieurs faisceaux de la tige, est un fait fréquent dans la tige des Monocotylédones. D'ailleurs il ne se rencontre pas dans tous les genres, puisque dans le *Carex hirta*, le faisceau de la racine se place simplement sur la périphérie du cylindre central de la tige.

» Les rameaux ou branches par lesquels le faisceau de la racine est attaché à la tige, s'appliquent séparément à la périphérie des faisceaux du corps central. Ils s'accroissent alors, dans une première série de cas, sur les faisceaux courant au lieu d'insertion, sans pénétrer plus profondément dans le cylindre de la tige. Il en est ainsi chez quelques Orchidées, plusieurs Commélynées, diverses Aroïdées : *Richardia*, *Philodendron* avec quelques rameaux courts, divergeant principalement vers le haut ou vers le bas; *Acorus Calamus* avec une riche ramification; *Calla palustris* avec un anneau de racines dont les insertions vasculaires forment, en se réunissant, un anneau transversal à chaque nœud du rhizome.

» Dans une autre série de cas, le faisceau de la racine se partage, à la périphérie du cylindre de la tige, en nombreuses ramifications, qui divergent dans toutes les directions, passent entre les faisceaux de la tige et par une course flexueuse pénètrent jusqu'en son milieu; là, les uns plus profondément, les autres plus superficiellement, ils s'appliquent aux faisceaux de la tige.

(1) De Bary, *Vergleichende Anatomie*. Leipzig, 1877.

(2) *Loc. cit.*, § *Wurzel*, p. 327.

» Il en est ainsi : chez les Palmiers, où les faisceaux n'atteignent pas le milieu de la tige ; dans les nœuds des Graminées ; dans les renflements de la tige des Commélynées. »

M. de Bary décrit en détail les nœuds des Commélynées qui, d'après ses observations particulières, sont constitués, comme les nœuds des Graminées, par la ramification des faisceaux des racines. Il est en opposition avec M. Falkenberg en admettant, chez les Graminées, la pénétration des faisceaux de la racine dans les nœuds. Cette contradiction n'a rien qui doive étonner puisque ces résultats sont fondés sur l'examen des organes à l'état adulte. M. de Bary adopte d'ailleurs les idées de M. Falkenberg concernant le développement des tissus aux dépens du méristème primitif (1).

Enfin il consacre quelques pages (2) aux Monocotylédones pourvues d'un accroissement en épaisseur. Laissant de côté les Palmiers chez lesquels l'accroissement en épaisseur accepté par Mohl, Unger, Karsten, a pour cause, d'après M. de Bary, s'il existe, une augmentation de volume des éléments de tissu déjà constitués, l'auteur admet la présence de formations secondaires dues à l'activité d'un *cambium* (?) chez les Aloïnées (*Aloe*, *Lomatophyllum*), Liliacées (*Yucca*, *Beaucarnea*), Dracénées (*Dracæna*, *Cordyline*, *Aletris*, *Calodracon*), dans les tubercules de *Tamus* et de *Testudinaria*.

..... « La couche initiale du *cambium* est une assise de cellules de parenchyme que ne distingue aucune particularité spéciale, courant autour de la surface externe du cylindre des faisceaux ; elle est par conséquent *extrafasciculaire*. Elle confine immédiatement aux faisceaux les plus extérieurs des traces foliaires et doit être par conséquent rattachée au plérôme. »

M. de Bary émet ainsi une opinion plus précise que celle de M. Millardet et conforme à la vérité, au sujet de l'origine du méristème secondaire des *Dracæna*. Mais pourquoi appelle-t-il cette couche génératrice un *cambium* ?

(1) De Bary, *loc. cit.*, p. 412.

(2) De Bary, paragr. intitulé : *Secundärer Dickenzuwachs bei Monocotyledonen und Farnartigen Pflanzen*, p. 636.

Les conclusions publiées vers la même époque par M. Guillaud, dans son Mémoire (1) sur l'anatomie comparée des Monocotylédones, sont en contradiction avec les résultats que je viens de signaler.

Tandis que les études de M. Falkenberg l'amènent aux idées professées par Schleiden et M. Nägeli, M. Guillaud se range à l'avis de Karsten, Schacht et M. Sanio.

Il affirme que chez toutes les Monocotylédones, quand le méristème primitif a donné naissance à l'écorce, à la moelle et aux faisceaux de procambium, on voit apparaître, à la limite de l'écorce et du corps central, une zone génératrice.

Cette zone de tissu clair, englobant les faisceaux les plus extérieurs, est désignée par l'auteur sous deux noms différents : *périméristème* ou *propériméristème*. M. Guillaud nous avertit que le terme *propériméristème* est plus convenable et cependant, par une confusion regrettable, il emploie exclusivement dans son mémoire le terme de *périméristème*.

Aussi le lecteur a-t-il beaucoup de peine à dégager les conclusions que l'auteur a oublié de poser, puisque le *périméristème* désigne aussi l'anneau d'accroissement des *Dracend*.

Quoi qu'il en soit, ce tissu générateur est ainsi défini :

« Le *périméristème* est formé de plusieurs assises cellulaires dont les cellules subissent d'abord des divisions en tous sens, mais à la fin ces divisions sont tangentiellles dans la région externe. »

M. Guillaud a rencontré ce *périméristème* dans toutes les Monocotylédones, aussi bien dans les tiges aériennes de *Ruscus* (2) par exemple, que dans les rhizomes.

Il examine les circonstances de son apparition chez les plantes suivantes : *Polygonatum vulgare*, *Ruscus*, *Convallaria maialis*, *Paris quadrifolia*, et trouve que « le *périméristème* est l'effet, la suite du groupement des faisceaux ».

(1) A. Guillaud, *Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des tissus de la tige des Monocotylédones* (Ann. sc. nat., 6^e série, t. V, 1878).

(2) *Loc. cit.*, p. 120.

» Ainsi dans les Iris (1), un anneau assez épais de méristème apparaît entre les faisceaux externes et un peu en dehors d'eux, régulier sur tout son pourtour dans l'*Iris pseudo-Acorus*, bien plus puissant sur la face inférieure du rhizome de l'*Iris florentina*, parce que les faisceaux y sont infiniment plus condensés que sur la face supérieure. »

Les développements que l'auteur consacre à ce tissu générateur sont un peu obscurs, ils auraient gagné à être accompagnés de dessins clairs et démonstratifs, car on ne peut considérer comme telles les trois figures (2) qui représentent l'évolution du périméristème du *Paris quadrifolia*.

Je montrerai plus loin que M. Guillaud a confondu sous le nom de *périméristème* des choses distinctes : la différenciation lente et dernière du méristème primitif, le cloisonnement tardif qui s'effectue souvent dans l'écorce, et l'évolution de la zone génératrice des racines adventives.

Les produits de l'activité du *périméristème* sont (3), d'après l'auteur : 1° du *tissu fondamental*; 2° des *faisceaux caulinaires*; 3° du *méristèmiforme* mou ou dur; 4° du *pseudolibre*; 5° *une gaine fasciculaire (endoderme)*.

La gaine fasciculaire (*Rindenscheide* de M. Falkenberg) est rapportée, ainsi que les cellules du tissu fondamental qui la bordent du côté externe, au *périméristème*, d'après le double examen de l'état adulte des organes et du développement. L'auteur affirme qu'elle dépend des faisceaux, et la considère comme formée par la réunion et la soudure des demi-gaines entourant les faisceaux les plus extérieurs.

La preuve la plus convaincante, d'après M. Guillaud, de l'origine fasciculaire de l'endoderme, est l'existence de parenchyme secondaire formé par le périméristème en dehors de cette assise limitante (*Tradescantia, Paris*). Mais comment l'auteur distingue-t-il le tissu fondamental de l'écorce et du corps central en parenchyme primaire et secondaire, puisque,

(1) *Loc. cit.*, p. 118.

(2) *Loc. cit.*, pl. 5, fig. 1, 2, 3.

(3) *Loc. cit.*, p. 126.

suivant lui « le tissu fondamental secondaire ressemble complètement au tissu fondamental primitif (1) ».

Les *faisceaux caulinaires* sont un des produits importants dérivés de l'activité du périméristème (2). L'auteur appelle ainsi « les faisceaux des nœuds de Graminées, et les faisceaux s'étendant aux entre-nœuds et à toute la longueur des rhizomes. Ils n'ont en effet aucune relation avec les feuilles, ils naissent sur place et par un processus distinct, postérieurement aux faisceaux communs, dans un méristème secondaire et non plus dans le méristème primitif ». L'auteur ayant omis, dans ses recherches, l'étude des racines que développent les rhizomes en nombre parfois considérable, n'a pas vu les relations que contractent les *faisceaux caulinaires* avec les racines.

Il dit cependant que « trop courts et trop peu épais pour jouer un grand rôle dans la structure de la tige, ils n'ont guère d'importance matérielle que pour la naissance et la distribution des racines adventives, qui se développent en général sur leurs anastomoses mais qui ne sont pas, du reste, *absolument sous leur dépendance* ».

M. Guillaud s'est souvent mépris sur l'existence et la distribution des faisceaux caulinaires, notamment lorsqu'il conteste la présence de ces faisceaux chez le *Polygonatum vulgare*, le *Philodendron*, ou lorsqu'il affirme leur existence seulement aux nœuds dans l'*Acorus Calamus*.

Le rôle du périméristème, désigné cependant par l'auteur sous le nom de « méristème passif », est assez multiple.

Il favoriserait le développement des faisceaux communs en longueur et en grosseur ; il permettrait la formation des faisceaux caulinaires servant d'intermédiaires entre la racine et la tige ; enfin, il jouerait, par ses tissus épaissis, un rôle protecteur pour toute la plante.

Tels sont les résultats des recherches de M. Guillaud. Malgré les erreurs et les contradictions qu'elles renferment, ces recherches ont montré l'existence, à la périphérie du corps

(1) *Loc. cit.*, p. 128.

(2) *Loc. cit.*, p. 129.

central de la tige, d'un tissu générateur particulier, dont l'origine et le rôle sont encore à fixer.

En résumé, abstraction faite des divergences individuelles qui existent entre les auteurs qui ont étudié la structure des tiges de Monocotylédones, les opinions qui règnent aujourd'hui sur l'accroissement de ces tiges se réduisent à deux.

Suivant l'une d'elles, partagée par Mohl, Unger, Karsten, Schacht, MM. Sanio et Guillaud, il existe chez les Monocotylédones, à la limite de l'écorce et du corps central, une zone de méristème d'activité variable. Ce méristème s'éteint ordinairement après l'établissement définitif du diamètre de la tige, mais quelquefois il persiste pendant toute la vie de la plante. Les produits de son activité sont des faisceaux libéroligneux propres à la tige et les organes de soutien de la plante.

MM. Nägeli, Schleiden, Falkenberg, de Bary, croient, au contraire (abstraction faite des Aloïnées, *Draceni*, Liliacées arborescentes), que les tissus de la plante dérivent tous du méristème primitif, et que le prétendu méristème secondaire n'est autre chose que le reste du méristème primitif qui persiste plus longtemps à la limite de la moelle et de l'écorce.

Nos connaissances sur l'origine et le mode d'insertion des racines adventives sont encore moins précises que celles qui concernent la structure générale de la tige.

En effet, à part le mémoire où M. Falkenberg indique incidemment le lieu d'origine des racines, je ne connais aucun travail sur cette question.

Les seules données que nous possédions sont des données incomplètes et contradictoires sur la manière dont les faisceaux de la racine se rattachent à ceux de la tige. M. Falkenberg assure que les premiers s'étalent en rayonnant à la surface du corps central de la tige, sans pénétrer à l'intérieur de celui-ci; tandis que Mohl et M. de Bary admettent la pénétration plus ou moins profonde de ces faisceaux dans la tige.

D'autre part, M. Trécul affirme que les faisceaux des racines se développent en direction centrifuge par rapport à l'axe qui porte ces organes; par contre, Mohl admet l'existence d'un double développement : centripète et centrifuge, pour ces mêmes faisceaux.

Ces divergences sur les faits connus, et l'absence de documents embrassant un grand nombre de plantes, justifient amplement la direction que j'ai cru devoir imprimer aux recherches développées dans ce mémoire et dont je vais maintenant commencer l'exposé.

RÉSULTATS GÉNÉRAUX.

Dans un grand nombre de Dicotylédones, la tige et la racine possèdent à leur extrémité un groupe de cellules en voie de division, et chacun de ces groupes, par son activité, augmente peu à peu la longueur de ces organes suivant deux directions opposées : le groupe supérieur, terminal, développe la tige, ses ramifications et ses feuilles; le groupe inférieur, subterminal, développe le système radical.

Chez les Monocotylédones, le point végétatif de la racine perd très tôt son activité, et cette région est progressivement frappée de mort. Aussi, sur la tige, les racines adventives se développent-elles d'une manière normale pour remplacer le système radical, qui ne se constitue pas à l'état d'individualité distincte, comme cela a lieu le plus souvent chez les Dicotylédones.

La tige des Monocotylédones, ainsi caractérisée par la destruction précoce de sa racine primaire, et conséquemment par l'existence des racines adventives sur sa longueur, peut être divisée au point de vue physiologique en deux parties : la région végétative, portant les feuilles et sur laquelle se développent les racines latérales, et la région supportant les organes de reproduction. La première est ordinairement et seule vivace, variable dans sa forme, dans sa constitution, et subit l'in-

fluence modificatrice du milieu ; la seconde est toujours éphémère, d'une structure simple et constante qu'explique son rôle de support, et son apparition peut être accélérée ou retardée par des modifications dans l'alimentation.

Ces deux parties de la tige, affectées chacune à un rôle spécial, sont à l'ordinaire nettement séparées. La partie végétative constitue les tiges souterraines désignées sous le nom de rhizomes (Iridées, Aroïdées, Cypéracées, Cannacées, etc.) ; les bulbes et leurs variétés ; le tronc des *Dracæna*, des *Yucca*, *Crinum*, etc. ; le stipe des Palmiers, des Pandanées ; les tiges grimpantes ou rampantes de quelques Orchidées (*Vanilla*), Aroïdées (*Philodendron*, *Monstera*, etc.).

La partie reproductrice constitue les hampes florales, le support du régime des Palmiers, le spadice des Aroïdées, etc.

Quelquefois, cependant, la séparation de ces deux appareils n'est pas nettement accusée, et l'on voit la même tige se modifier insensiblement de sa base vers son sommet pour s'adapter à chacun des deux rôles que nous venons d'indiquer. Ainsi, le chaume des Graminées, dans sa région inférieure, est un appareil végétatif, tandis que ses entre-nœuds supérieurs sont devenus de simples supports reproducteurs.

Dans un grand nombre de cas, l'appareil végétatif reste toujours complètement emprisonné dans le sol, il porte alors, inégalement réparties sur sa longueur, les racines adventives, et n'épanouit dans l'air que ses feuilles, organes d'assimilation. Mais, au moment de la floraison, il se constitue une partie aérienne servant de support aux organes reproducteurs : c'est ce qu'on observe pour les rhizomes d'Iridées, de Cypéracées, d'Aroïdées (*Acorus*, *Calamus* et *gramineus*), pour les Aspidistées, certaines Smilacées (*Convallaria*) et certains bulbes de Liliacées, Iridées, etc.

D'autres fois, la partie végétative de la tige se divise en une partie souterraine développant les racines et constituant à la fois un organe de réserve alimentaire et d'absorption, et en une région aérienne portant les feuilles, qui représente l'appareil assimilateur (*Ruscus*, *Dioscorea*, *Canna*, *Hedychium*).

Il existe, enfin, quelques Monocotylédones dont la tige n'est presque jamais souterraine. Tantôt elle rampe sur le sol ou sur les débris de végétaux, et pousse dans le substratum de nombreuses racines aériennes (Aroïdées, Orchidées épiphytes); tantôt la tige, dressée verticalement dans l'air, reste grêle et cylindrique, développant des racines à ses nœuds inférieurs (Graminées), ou enfin devient arborescente et ne tient au sol que par les racines développées en grand nombre à sa base (Palmiers, Pandanées).

Toutes les plantes qui viennent d'être citées, et qui représentent la majorité des Monocotylédones, perdent peu à peu les parties les plus anciennes de leur tige, qui meurent progressivement et se désagrègent; aussi les différentes parties d'un système ramifié y sont-elles souvent isolées et individualisées, par la destruction du tronc qui les portait.

On connaît un petit nombre de Monocotylédones où la tige persiste toujours, parce qu'il s'y développe des formations secondaires, qui non seulement provoquent l'accroissement en épaisseur caractéristique chez ces plantes, mais favorisent la formation de racines adventives dans toute l'étendue de la tige (*Dracæna*, *Yucca*, *Aloe*, etc.). Seul, l'appareil végétatif présente cette croissance ininterrompue en épaisseur, l'appareil reproducteur périt dès qu'il a accompli sa fonction.

Par cet aperçu, qui nous donne une idée de la variété des modes de végétation de la tige chez les Monocotylédones, j'ai voulu indiquer, en même temps, l'ordre dans lequel seront présentées les recherches consignées dans ce travail. On me permettra, avant d'en commencer l'exposé, d'exprimer les résultats généraux auxquels je suis arrivé.

I. CELLULES INITIALES. — Le point végétatif de la tige se compose de cellules mères pour l'épiderme, toujours individualisé dès l'origine, et d'un nombre variable de cellules initiales communes au corps central et à l'écorce dont la différenciation est plus tardive.

II. MÉRISTÈME PRIMITIF. — Quand les ébauches des feuilles et des bourgeons sont constituées, la transformation du méristème primitif, issu de ces initiales communes, en tissus durables, commence en deux régions à la fois : au centre même de la tige, et à la périphérie, tout contre l'épiderme. De ces deux régions, la différenciation s'avance en direction centrifuge pour la partie interne, en direction centripète pour la partie externe, de sorte que le méristème primitif, d'abord continu dans toute la section de la tige, est, plus tard, réduit à un anneau dont l'épaisseur diminue graduellement et qui finit par disparaître. C'est à l'endroit où les deux processus de différenciation se touchent, qu'il convient de placer la limite entre l'écorce et le corps central.

L'*écorce* serait alors la région périphérique de la tige, caractérisée par un développement centripète ; le *corps central* serait caractérisé par un développement centrifuge.

III. PASSAGE DES TISSUS A L'ÉTAT DURABLE. — Le passage des tissus de l'état de méristème à l'état durable, s'effectue ordinairement assez vite ; dans ce cas, l'écorce et le corps central sont composés de parenchyme homogène dont les cellules n'offrent pas une grande régularité dans leur agencement (Graminées, Cypéracées, Palmiers, Pandanées, Iridées).

Mais il arrive souvent, après une période d'évolution rapide, qui a détaché la partie externe de l'écorce et la plus grande partie du corps central, que le passage définitif à l'état durable s'effectue lentement ; il s'accompagne alors, surtout dans l'écorce, de divisions tangentielles dans les cellules du méristème primitif. L'existence de ces divisions a fait croire à la formation d'un cercle de méristème secondaire (Musacées, *Tradescantia*, *Sisyrinchium*, *Pancratium*, *Asphodelus*, etc.).

Alors la section transversale de la tige, dans la région où l'évolution des tissus n'est pas terminée, permet de diviser l'écorce en deux parties : l'externe à cellules irrégulières, l'interne à cellules superposées en files radiales.

IV. TIGES SANS RACINES ADVENTIVES. — Dans les tiges adaptées à la fonction reproductrice ou dans celles qui sont aériennes et supportent seulement les organes d'assimilation (*Smilax*, *Ruscus*), l'évolution des tissus s'effectue comme il vient d'être indiqué, et en général rapidement.

Quand les cellules de l'écorce et du corps central ont acquis leurs dimensions définitives, elles peuvent conserver des cloisons minces ; alors, en raison de leur homogénéité, la limite idéale de l'écorce et du corps central, basée sur le processus de développement, n'existe plus (spadice des Aroïdées, pédoncule floral des *Crocus*).

Mais, le plus souvent, cette limite* est facile à tracer parce que les couches les plus extérieures du corps central, différenciées tardivement, épaississent et lignifient leurs parois et constituent un anneau de sclérenchyme englobant les faisceaux les plus extérieurs de la tige. C'est l'appareil de soutien des pédoncules floraux (Iridées, Liliacées), et des tiges aériennes (*Ruscus*, *Smilax*). Dans certains cas même, la lignification envahit tout le corps central (*Epidendrum*).

V. TIGES A RACINES ADVENTIVES. — La partie végétative de la tige présente une complication nouvelle, due au développement régulier des racines adventives.

Ces organes s'insèrent à la périphérie du corps central, et leur système fasciculaire ne se continue jamais directement avec celui de la tige, comme le croyaient Mirbel et Schacht. On rencontre toujours, à l'insertion de chacune d'elles, un système de faisceaux à éléments courts, anastomosés en réseau, qui constitue l'intermédiaire entre les faisceaux de la tige et ceux de la racine. Ces faisceaux, qui se développent beaucoup plus tardivement que les faisceaux communs, renferment des cellules vasculaires courtes, rayées, ponctuées, réticulées ; jamais on n'y trouve les vaisseaux annelés ou spiralés, caractéristiques des faisceaux formés directement par l'activité du méristème primitif.

Chez presque toutes les Monocotylédones, les faisceaux

intermédiaires entre la racine et la tige forment, à la surface du corps central de celle-ci, un réseau particulier immédiatement appliqué contre le réseau périphérique formé par les terminaisons inférieures des faisceaux communs.

Pour abrégér, je désignerai ce réseau particulier, dont l'importance avait été jusqu'ici méconnue, sous le nom de *réseau radicifère*.

Il offre des dispositions variables.

Tantôt il enveloppe complètement le corps central de la tige, ne présentant d'interruption qu'au-dessus des bourgeons; on remarque alors que les racines adventives peuvent se former sur toute la surface de celle-ci (*Acorus Calamus*, *Iris pseudo-Acorus*, *I. sibirica*, *Calathea*, *Stromanthe*, *Ruscus*, *Hedychium*, *Musa*, *Sisyrinchium*, *Sagittaria*).

Tantôt, étendu sur toute la longueur de la tige, il n'occupe qu'une fraction de la circonférence du corps central de celle-ci (*Monstera fenestrata*, *M. deliciosa*, *Raphidophora*, *Scindapsus*, *Iris variegata*, *Æchmea fulgens*). Il en résulte que les racines sont toutes rassemblées sur la même face de la tige.

D'autres fois, le réseau radicifère est interrompu et n'apparaît qu'aux nœuds, où l'on rencontre exclusivement les racines adventives (*Convallaria maialis*, *Philodendron Houllettianum*, Graminées, *Vanilla*, *Epidendrum*, *Smilax*, etc.).

Enfin, il peut n'exister qu'à la base des pousses annuelles, où il offre d'ailleurs une étendue variable (bulbes solides des *Crocus* et *Gladiolus*; bulbes écailleux des *Iris* et *Xyphium*; *Allium Cepa*, *Asphodeline*, *Antholyza*, etc.).

L'étendue et la puissance du réseau radicifère dépendent de diverses causes. Quand les racines adventives se ramifient peu, elles sont insérées en grand nombre sur la tige, et le réseau est très développé (*Acorus*, *Iris*, *Asphodeline*, *Hedychium*, *Ruscus*). Si les racines adventives sont peu nombreuses, ou si le cylindre central de chacune d'elles offre un petit diamètre, le réseau est moins développé (*Polygonatum*, *Epipactis*, *Paris*).

Enfin, dans quelques plantes aquatiques, cette formation est encore plus réduite, et l'on y rencontre seulement quelques

rameaux grêles et courts (*Typha*, *Butomus*). Chez les *Potamogeton* et les *Elodea*, le réseau offre un développement minimum, car on ne trouve plus, à l'insertion des racines adventives, que quelques cellules vasculaires courtes.

Le réseau radicifère, dont l'existence est générale chez les Monocotylédones, n'est pas formé, comme l'admettent MM. Falkenberg et de Bary, par l'épanouissement des faisceaux de la racine sur la tige. Il est indépendant de ces faisceaux, car, d'une part, il existe souvent en leur absence (*Acorus Calamus*, *Monstera*, *Scindapsus*), et, d'autre part, son tissu formateur ne dépend pas de celui qui constitue les faisceaux de la racine et les faisceaux de la tige.

Les lignes qui précèdent expriment les rapports généraux des racines adventives avec la tige qui les porte, chez la plupart des Monocotylédones.

Mais on rencontre des dispositions différentes dans quelques familles.

Dans un premier groupe, renfermant les Monocotylédones pourvues d'un méristème secondaire (*Dracæna*, *Cordyline*, *Yucca*, *Beaucarnea*, *Crinum*, *Agave*, *Aloe*, etc.), les faisceaux des racines s'insèrent toujours sur les faisceaux secondaires, mais, au lieu de rester à la périphérie du corps ligneux, ils le pénètrent plus ou moins profondément.

Ce mode d'insertion doit être ramené au cas général précédemment examiné.

On observe, en effet, qu'à leur origine les faisceaux de la racine se rattachent aux faisceaux secondaires périphériques et sont par conséquent superficiels; mais, par suite de l'activité persistante du méristème secondaire, leur insertion est recouverte par les formations ligneuses constituées plus tardivement.

Ces formations ligneuses, sans relation avec les feuilles, et qui contractent d'étroites connexions avec les racines adventives, représenteraient un réseau radicifère très développé, lequel, tout en conservant son rôle primitif de servir d'intermédiaire entre les racines et la tige, constituerait fréquemment

un appareil de soutien pour les plantes où il est développé.

D'un autre côté, les Pandanées, quelques Palmiers, et, à un degré moindre, les Cyclanthées, nous offrent des dispositions plus éloignées du type général pour l'insertion des racines. Chez ces plantes, le système fasciculaire qui relie les racines à la tige est formé par des faisceaux sinueux qui partent de la surface d'insertion de la racine sur le corps central de la tige, s'insinuent à travers les faisceaux communs et pénètrent profondément dans ce dernier; la plupart de ces faisceaux se dirigent obliquement en haut et s'accolent enfin aux faisceaux communs.

Parallèlement à l'existence de ces faisceaux, on constate une réduction considérable du réseau radicifère.

Il me paraît utile de rappeler que le mode particulier d'insertion des racines adventives sur les tiges de *Pandanus*, mode qu'on retrouve pour l'insertion des racines latérales que portent ces racines adventives, coïncide avec l'existence d'une structure compliquée du cylindre central de celles-ci.

C'est chez les Pandanées qu'on trouve les exemples les plus nets de cette pénétration des faisceaux de la racine dans la tige, disposition qui exclut la formation du réseau radicifère superficiel, si peu développé dans les espèces de cette famille. D'ailleurs, cette forme de l'insertion de la racine est reliée, par de nombreux intermédiaires, à la forme générale signalée plus haut (Cyclanthées, Palmiers).

VI. DÉVELOPPEMENT DES RACINES ADVENTIVES. — Les racines adventives, et le réseau caractéristique qui les unit au corps central de la tige, apparaissent après l'évolution des faisceaux communs.

Ils se développent aux dépens de l'assise périphérique du corps central, remplacée à ce moment par plusieurs assises constituant une couche génératrice particulière. Cette couche est la continuation, dans la tige, du péricambium de la racine principale, ainsi que le démontre l'examen des plantules de germination (*Iris sibirica*, *Pardanthus chinensis*, *Gladiolus*

communis, *Triglochin maritimus*, *Funkia ovata*, *Ruscus aculeatus*, *Livistonia chinensis*).

Elle diffère du péricambium, parce que son activité, au lieu d'être bornée, comme dans la racine, à l'évolution des radicules, détermine en outre la formation du réseau radicifère, dont l'existence est générale chez les Monocotylédones. Aussi, pour distinguer cette couche génératrice du péricambium, et dans le but d'abrégier les descriptions, ai-je proposé de l'appeler couche *dictyogène* (1).

J'examinerai rapidement l'évolution de la couche dictyogène :

1° Chez les Monocotylédones où le réseau radicifère est superficiel ;

2° Chez les Monocotylédones pourvues d'un méristème secondaire ;

3° Chez les Pandanées.

1° *Monocotylédones où le réseau radicifère est superficiel.* — L'ébauche des racines latérales se constitue, à l'ordinaire, de très bonne heure à la périphérie du corps central, lorsque les tissus qui composent cette région achèvent leur différenciation (rhizomes divers : *Iris*, *Acorus*, *Hedychium*, *Convallaria* ; tige des Graminées, Commélynées).

Dans quelques cas, elles se forment assez loin du méristème primitif (bulbes de *Crocus*, *Gladiolus*, *Antholyza* et *Iris Xyphium*).

Quoi qu'il en soit, on voit les cellules qui composent l'assise extérieure aux faisceaux communs subir des divisions nombreuses, le plus souvent tangentiellles ; les assises cellulaires ainsi constituées ont leurs cellules assez régulièrement superposées en files radiales appuyées sur les faisceaux communs. En même temps, les cellules internes de l'écorce continuent à se cloisonner plus ou moins activement en direction tangentielle, et déterminent la formation de files radiales très régu-

(1) *Comptes rendus*, juin 1880.

lières, qui alternent ordinairement avec les files radiales engendrées par l'assise périphérique.

Il est possible de distinguer les deux couches ainsi constituées, car elles ne présentent pas la même apparence; en effet, les cellules formées par l'activité de la couche dictyogène s'organisent aussitôt en cordons de procambium, pour constituer les faisceaux du réseau radicifère, tandis que les cellules corticales forment par leur ensemble un tissu homogène.

Pendant que les assises extérieures du corps central s'organisent à l'état de véritable méristème, constituant la couche dictyogène, on voit, en certains points, ces mêmes cellules se diviser plus activement et par des cloisons orientées dans tous les sens; elles déterminent alors la formation de mamelons coniques très surbaissés, et, comme les cellules de l'écorce qui coiffent ces mamelons se divisent activement, elles contribuent à augmenter la masse des cellules jeunes qui les constituent.

Ces mamelons représentent les ébauches des racines adventives, qui, par suite d'une différenciation précoce, apparaissent bientôt avec leurs régions principales : coiffe, parenchyme cortical et cylindre central.

Autant qu'il m'a été possible de l'observer sur quelques exemples (*Convallaria maialis*, *Sisyrinchium striatum*, *Ruscus aculeatus*, *Zea Mays*), la coiffe de la jeune racine est formée aux dépens des cellules corticales internes de la tige, tandis que le parenchyme cortical et le cylindre central sont produits par la couche dictyogène.

A ce degré de différenciation, c'est-à-dire quand la couche dictyogène a organisé, à l'état procambial, les faisceaux du réseau, et que les ébauches de racine sont individualisées, deux choses peuvent avoir lieu. Ou bien l'évolution des racines et des tissus accessoires se poursuit intégralement (*Sisyrinchium*, rhizomes d'*Acorus*, d'*Iris*, etc.); dans ce cas, en pratiquant des sections transversales de la tige sur toute la région terminale, on rencontre les racines à tous les états de développement.

Ou bien, et c'est un cas fréquent, il se produit un arrêt de développement après la constitution de l'ébauche de la racine (formée seulement de parenchyme), pendant que les tissus voisins subissent l'accroissement intercalaire et prennent leurs caractères définitifs. Aussi à ce moment, et sur des fragments de tige très éloignés du sommet, rien ne trahit à l'extérieur l'existence de ces racines latentes, souvent en grand nombre (Pandanées, *Zea Mays* et autres Graminées, *Spiro-nema* et autres Commélynées, *Convallaria maialis*, bulbes d'*Antholyza*, de *Crocus*, etc.). C'est seulement quand les conditions extérieures sont favorables, que la couche dictyogène achève son évolution, et que les racines adventives apparaissent au dehors. Cette reprise de l'activité cellulaire peut se produire à une grande distance de la région où les formations similaires se constituent à l'état d'ébauche (*Bambusa*, *Zea Mays*, *Spiro-nema*, etc.).

En tous cas, la différenciation en tissus durables suit la même marche.

On voit se former, dans la couche dictyogène et en direction centrifuge, les faisceaux du réseau radicifère. Ces faisceaux sont constitués, à leur partie interne, par des cellules vasculaires courtes, rayées ou ponctuées, et à leur partie externe, par quelques cellules libériennes étroites.

Le point végétatif des racines adventives, par son activité propre, allonge peu à peu l'axe de celles-ci dans le parenchyme cortical, et aussitôt les faisceaux du cylindre central s'y forment d'abord à la base, en s'appuyant sur les faisceaux du réseau avec lesquels ils se mettent en continuité. Par suite de cette végétation de la racine au sein du parenchyme cortical, les cellules de l'écorce, immédiatement en contact avec la coiffe et d'abord continues avec celle-ci, perdent leur contenu, qui est peu à peu résorbé, et sont refoulées au dehors.

Il est important de remarquer que les faisceaux du réseau ont pour foyer d'activité la couche dictyogène, tandis que les tissus de chaque racine adventive sont sous l'influence immé-

diète du point végétatif constitué pour chacune d'elles, et de bonne heure, à l'état de foyer d'activité cellulaire indépendant.

Le tissu cellulaire non employé à la formation des faisceaux du réseau reste parfois formé de cellules à parois minces dépourvues de méats, qui tranchent sur la masse générale des tissus environnants, par leurs faibles dimensions et l'absence d'amidon (*Æchmea fulgens*, *Musa*, etc.); mais il peut aussi se transformer en sclérenchyme par la formation de parois cellulaires épaissies, souvent ponctuées (*Agropyrum*, *Iris sibirica*, *Carex*, *Marica*, *Bambusa*, etc.).

En même temps que ces phénomènes s'accomplissent dans les assises extérieures du corps central, organisées à l'état de méristème spécial, les cellules corticales internes achèvent de se diviser, prennent leurs dimensions définitives, et l'assise interne se transforme ordinairement en *endoderme* pourvu des plissements caractéristiques.

Cette assise est bien à rattacher à l'écorce, car ses cellules sont, au moins à l'origine, en concordance avec les files cellulaires internes du parenchyme cortical, et alternent au contraire avec celles de la couche dictyogène qui la limitent en dedans.

L'endoderme conserve parfois indéfiniment ses plissements latéraux (*Acorus*, *Monstera*, *Hedychium*, *Iris*, *Aphodelus*); fréquemment ses parois s'épaississent toutes fortement, sauf la paroi externe (*Luzula maritima*, *Agropyrum*, *Iris pseudo-Acorus*, *I. sibirica*, *Marica Northiana*, etc.). L'existence de cet endoderme est assez générale dans l'appareil végétatif souterrain; cependant il existe des plantes où cette formation ne se constitue pas avec ses caractères normaux (*Polygonatum*, *Arum*, *Calla*, *Phajus*, *Butomus*).

Toujours simple quand il présente les plissements caractéristiques, l'endoderme peut être formé de deux ou trois assises, dont les cellules ont leurs parois uniformément épaissies, et il offre alors une moins grande régularité (*Vanilla planifolia*, *Alstræmeria Ligtu*).

La séparation du corps central et de l'écorce, qu'il est par-

fois difficile d'indiquer dans les tiges aériennes, est toujours très nette dans celles qui possèdent les racines adventives, car elle est formée par le réseau radicifère et par l'endoderme.

Lorsque le réseau radicifère est interrompu dans les entrenœuds, l'endoderme se continue fréquemment seul, sans interruption, sur toute la longueur de la tige (*Convallaria*, *Paris*, *Eleocharis*, etc.).

2° *Monocotylédones avec méristème secondaire.*

Dans les plantes examinées jusqu'ici, la couche dictyogène organise seulement un réseau superficiel destiné à mettre les racines en communication avec la tige, et le terme de l'activité de cette couche génératrice est indiqué par l'apparition de l'endoderme.

Chez quelques espèces, la couche dictyogène conserve son activité un peu plus longtemps, et détermine la formation de plusieurs zones de faisceaux en connexion avec les racines adventives que la plante développe (*Crinum*, *Agave*, *Aloe*). Aussi, dans ces plantes, l'insertion des racines adventives est-elle située, suivant leur âge, à des zones de faisceaux plus ou moins profondes.

Au bout d'un certain temps, l'apparition de l'endoderme sur l'assise interne de l'écorce indique le terme de l'activité de la couche dictyogène (*Aloe vittata*, *A. umbellata*, *Gasteria*, etc.).

Mais chez les *Yucca*, *Dracæna*, *Cordyliné*, le méristème secondaire conserve pendant toute la vie de la plante son activité, et détermine la formation de faisceaux secondaires, qui contractent avec les racines adventives les relations que celles-ci possèdent avec le réseau radicifère de la plupart des Monocotylédones.

Le méristème secondaire, toujours actif, des *Dracæna*, des *Yucca*, etc., pourrait alors être rapproché de la couche dictyogène, si l'on remarque :

1° Que ces deux couches formatrices se développent aux dépens de l'assise périphérique du corps central, qui est la continuation dans la tige du péricambium de la racine ;

2° Que les faisceaux résultant de leur activité, indépendants des feuilles, servent d'intermédiaires entre le système fasciculaire de la racine et celui de la tige ;

3° Que la nature des éléments qui constituent ces faisceaux est la même, puisque ces faisceaux contiennent des vaisseaux ponctués, rayés, réticulés, etc.

Cette comparaison montre que la couche génératrice des Monocotylédones arborescentes ne constitue pas une production anormale pour les plantes de cette classe, elle représente un méristème dont l'existence est générale. Mais ce méristème, au lieu de se borner à constituer les racines adventives, prendrait, chez les *Dracæna* et les *Yucca*, un développement exagéré, car il servirait à constituer l'appareil de soutien de la tige de ces plantes.

3° *Pandanées.*

Le mode d'insertion particulier aux racines des Pandanées amène une réduction considérable du réseau radicifère, et malgré l'absence d'un accroissement en épaisseur, favorise la formation de plantes arborescentes.

Le développement des tissus suit la marche générale, jusqu'à la formation des mamelons représentant les ébauches des racines. A ce moment, on voit les cellules polyédriques du parenchyme intercalé aux faisceaux du corps central, et tout près des mamelons constituant les jeunes racines, repasser à l'état de cellules formatrices. Ces cellules se divisent par des cloisons nombreuses, parallèles à la direction des mailles du parenchyme, et constituent bientôt des cordons de faisceaux à l'état procambial qui s'allongent peu à peu, par l'adjonction de cellules nouvelles, de la périphérie au centre.

Quand tous ces cordons de procambium sont formés, la racine s'est individualisée au sein du parenchyme cortical, et il survient alors une période de vie ralentie dont la durée est variable.

A la reprise de l'activité cellulaire, la transformation à l'état

durable des faisceaux de procambium suit une marche inverse de celle de leur apparition.

C'est d'abord dans la région centrale, aux points où ils touchent les faisceaux communs, que la lignification commence, puis elle gagne peu à peu, à la périphérie, la base de la jeune racine, en même temps que le corps central de celle-ci constitue ses faisceaux vasculaires.

Grâce à l'apparition de nouvelles racines sur la tige, les matières nutritives sont absorbées en plus grande quantité; par suite, le point végétatif de chaque plantule s'élargit peu à peu, et le nombre des faisceaux communs qu'il constitue augmente régulièrement.

C'est par ce mécanisme, qui exclut le développement d'un méristème secondaire, que la tige des Pandanées et de quelques Palmiers peut acquérir un diamètre considérable.

En résumé, on peut, au point de vue anatomique, aussi bien qu'au point de vue physiologique, distinguer deux sortes de tiges chez les Monocotylédones :

Les tiges sans racines adventives, servant de support aux organes reproducteurs ou aux organes d'assimilation, d'une part; et, d'autre part, les tiges végétatives qui développent toujours, outre les feuilles, des racines adventives.

Les premières sont caractérisées par l'existence d'un grand nombre de cellules à parois épaissies, constituant le système mécanique de ces tiges et indiquant leur rôle de support. L'écorce, généralement étroite, est parenchymateuse, car le système mécanique est développé surtout dans le corps central, à la fois sous la forme d'arcs ou d'anneaux fibreux enveloppant les faisceaux, et sous la forme d'une gaine prosenchymateuse développée aux dépens des assises extérieures du corps central, et constituant une masse résistante.

La structure de ces parties de tige offre une grande constance, soit que l'on examine la hampe florale des *Agave* et des Liliacées, ou le régime des Palmiers, etc.

Dans les tiges à racines adventives, c'est-à-dire les appareils

végétatifs, le système mécanique est peu ou pas développé, mais l'assise périphérique du corps central joue un rôle important, car elle constitue l'assise génératrice du méristème au sein duquel se développent les racines et le système conducteur qui les rattache à la tige. En même temps, l'assise corticale interne prend des caractères particuliers, et forme l'assise limitante appelée endoderme.

Le système conducteur servant de lien entre les faisceaux des racines et ceux de la tige, offre deux dispositions différentes :

La plus générale consiste dans la formation d'un réseau, le réseau *radicifère*, qui enveloppe le corps central sur une étendue variable et sur lequel viennent s'appliquer les terminaisons des faisceaux communs.

Dans la seconde disposition, caractéristique des Pandanées et d'un certain nombre de Palmiers, le système conducteur, au lieu de rester superficiel, pénètre, de la base des racines, plus ou moins profondément dans le corps central ; cette disposition exclut la formation du réseau radicifère et, malgré l'absence de formations secondaires, permet aux tiges de ces plantes d'acquérir des dimensions souvent considérables.

EXPOSÉ DES RECHERCHES.

Dans l'exposé de ces recherches, j'ai remplacé la description par familles, qui m'exposait à de nombreuses redites, par l'examen de différents types de structure chez les Monocotylédones. J'examinerai ensuite les modifications introduites dans ces types de structure par les conditions extérieures : d'une part, les simplifications corrélatives de la vie aquatique chez certaines plantes ; d'autre part, le perfectionnement qu'on rencontre chez quelques Monocotylédones arborescentes dont la structure, mieux comprise, ne paraîtra plus une anomalie dans la classe.

Les plantes qu'il convient d'étudier d'abord sont celles qui possèdent des racines sur toute l'étendue de leur tige souterraine, que leur région végétative soit entièrement souterraine (*Iris*, *Sisyrinchium*, *Musa*), ou présente une partie souterraine et une partie aérienne (*Ruscus*, *Hedychium*, *Curcuma*, etc.).

I. — MONOCOTYLÉDONÈS A TIGE SOUTERRAINE PORTANT DES RACINES SUR TOUTE SON ÉTENDUE.

1. — *Examen des tissus à l'état adulte.*

Structure de la partie souterraine. — Le rhizome d'*Iris sibirica*, que nous prendrons d'abord comme exemple, grêle, noueux, est entièrement couvert par les bases des feuilles qui s'y sont développées, et porte, surtout à sa face inférieure, de nombreuses racines adventives qui s'étendent sans interruption jusqu'au sommet.

Si l'on pratique une coupe transversale du rhizome, dans la région où les tissus ont acquis leurs dimensions définitives, on reconnaît à un faible grossissement : le corps central du rhizome renfermant un nombre considérable de faisceaux concentriques, et l'écorce dont les assises extérieures sont transformées en suber. La séparation de ces deux régions est indiquée, avec une grande netteté, par une assise régulière de cellules dont les quatre parois radiales et la tangentielle interne sont fortement épaissies et lignifiées ; ces cellules prennent, sur la coupe, la forme en V, caractéristique de l'endoderme de beaucoup de racines.

Le corps central renferme, noyés dans un parenchyme dont les cellules sont gorgées d'amidon, des faisceaux concentriques constituant les faisceaux communs, plus serrés à la périphérie qu'au centre, où ils laissent un espace libre, la moelle. Les faisceaux communs, à la périphérie, n'atteignent jamais l'endoderme et laissent entre eux et cette dernière assise, des faisceaux très réduits coupés obliquement : ces faisceaux vasculaires sont formés de quelques cellules libériennes vers

l'extérieur et de un ou deux vaisseaux ponctués vers l'intérieur. De temps à autre, on voit quelques-uns de ces faisceaux s'appliquer au devant ou à côté d'un faisceau commun périphérique avec lequel ils communiquent par apposition simple.

Les faisceaux dont nous parlons sont, le plus souvent, dans une région âgée de la tige, réunis en une masse commune par la lignification des cellules de parenchyme qui les séparent.

L'écorce, assez réduite, ne renferme que les faisceaux, coupés obliquement, qui se rendent aux feuilles, et la gaine qui la sépare du corps central est interrompue pour le passage de ces faisceaux foliaires. Le parenchyme qui compose l'écorce est formé de cellules gorgées d'amidon, et au milieu de ces dernières on en rencontre beaucoup qui renferment un gros cristal d'oxalate de chaux.

On ne peut, sur les rhizomes âgés de cette plante, isoler, par la dissection, les faisceaux qu'elle contient, car la lignification du parenchyme soude en une masse compacte les faisceaux situés contre l'endoderme. Mais, en examinant les coupes transversales et tangentielles pratiquées dans des régions plus jeunes, on reconnaît que les faisceaux situés à la périphérie et coupés obliquement dans une section transversale, forment un réseau enveloppant le corps central, et superposé aux terminaisons inférieures des faisceaux communs.

Si, ce qui est fréquent, les coupes observées présentent une insertion de racine, on constate que son système fasciculaire se continue avec le réseau périphérique sans contracter de relations avec les faisceaux communs ; les mêmes préparations montrent la continuité de l'endoderme de la racine et de l'endoderme de la tige, fait sur lequel M. Falkenberg avait déjà appelé l'attention.

Enfin, sur des préparations faites avec un état plus jeune du rhizome, l'endoderme se présente avec ses caractères normaux, c'est-à-dire que les parois radiales de ses cellules sont pourvues de plissements.

Telle est la structure de la partie souterraine de la tige.

Comparons à cette structure celle de la partie aérienne qui

apparaît au moment de la floraison et qui est toujours dépourvue de racines.

2. — *Structure de l'appareil reproducteur ou aérien dépourvu de racines.*

L'*Iris Guldenstædtiana*, ainsi que la plupart des *Iris*, peut nous servir d'exemple. Une coupe transversale du pédoncule floral (fig. 11, pl. 9) montre un corps central très développé entouré d'une écorce étroite. Le corps central renferme seul les faisceaux, qui sont tous collatéraux, l'écorce en est dépourvue.

Le parenchyme du corps central est formé de cellules polyédriques au centre même de l'axe, puis, à mesure qu'on s'avance vers la périphérie, la dimension des cellules diminue en même temps que leurs parois s'épaississent et se lignifient, de sorte qu'au voisinage de l'écorce, elles forment une masse de tissu lignifié englobant les faisceaux libéroligneux extérieurs.

Cette masse constitue à la périphérie du corps central un anneau à contour extérieur nettement accusé, car le parenchyme cortical conserve dans toute son épaisseur des cellules à parois relativement minces. L'endoderme fait toujours défaut. La limite entre le corps central et l'écorce est formée par le contour externe de l'anneau ligneux. Cet anneau représente la *gaine externe* (*Aussenscheide*) de M. Falkenberg.

La structure que je viens de décrire pour l'appareil végétatif souterrain de l'*Iris sibirica* et son appareil reproducteur temporaire, structure qu'on retrouve chez toutes les Iridées à rhizome, se rencontre aussi chez la plupart des Monocotylédones, soit que leur appareil végétatif reste complètement souterrain (Cypéracées : *Scirpus*, *Carex*; Joncées : *Luzula*; Astéliées, Typhacées; quelques Aroïdées : *Colocasia*; Juncaginées; Hypoxydées : *Hypoxis sobolifera*, etc.), ou qu'il soit en partie souterrain et développe alors seul les racines adventives, et en partie aérien, et porte les organes d'assimilation (Zingibéra-

cées, Cannacées, Smilacées, Dioscorées, quelques Orchidées : *Epipactis*, *Cephalanthera*; Liliacées : *Anthericum*, etc.).

On retrouvera plus loin la description de la structure de la tige souterraine et de la tige aérienne pour les *Hedychium coronarium* (pl. 11, fig. 20), *Ruscus aculeatus* (pl. 9, fig. 15, 16, 17), *Sisyrinchium striatum* (pl. 10, fig. 12, 13, 14), *Zingiber officinale* (pl. 11, fig. 24).

Ainsi, dans l'appareil végétatif aérien, organe d'assimilation, ou dans l'appareil reproducteur, c'est-à-dire dans les tiges sans racines adventives, nous constatons l'existence du corps central et de l'écorce séparés l'un de l'autre par un anneau de cellules allongées fortement épaissies, formé aux dépens des assises extérieures du corps central, et constituant l'appareil de soutien pour cette partie de la plante; tandis que la partie souterraine de la tige présente, à la surface du corps central, un système de faisceaux anastomosés en réseau, constituant le lien vasculaire entre les racines et la tige; ce système particulier de faisceaux, que je propose de désigner sous le nom de *réseau radicifère*, est protégé par l'endoderme qui se forme aux dépens de l'assise corticale interne.

3. — Développement des tissus à partir du point végétatif.

Avant de faire une étude particulière du réseau radicifère, il est nécessaire d'examiner le développement des tissus aux dépens du méristème primitif. Une coupe longitudinale du sommet, parallèle au plan principal des feuilles, chez l'*Iris sibirica* (pl. 9, fig. 5), nous fournira d'utiles renseignements.

Le point végétatif montre l'épiderme distinct jusqu'à l'extrême sommet, et ayant par conséquent ses initiales propres; le massif cellulaire qu'il recouvre se décompose en deux assises sous-épidermiques régulières, et une masse centrale formée de files cellulaires rayonnant en éventail du sommet vers la base dans toute l'étendue de la coupe. Cette disposition laisse supposer, outre les initiales de l'épiderme, l'existence de cellules initiales distinctes pour les assises sous-épidermi-

ques et pour la masse centrale. Je ne puis pour l'instant préciser davantage, me proposant d'étendre mes recherches sur ce point.

Quoi qu'il en soit de l'origine du massif de méristème recouvert par l'épiderme, la disposition des cellules qui le composent est bientôt troublée par l'apparition des feuilles.

En effet, avant que ces organes soient accusés par un renflement latéral sur le cône végétatif, leur ébauche est indiquée en *b'* par des cloisonnements perpendiculaires à la surface de celui-ci; ces cloisons apparaissent non seulement dans l'épiderme, mais aussi dans les deux assises sous-épidermiques et quelques-unes des files centrales disposées en éventail. Quand ces cloisonnements ont cessé, la direction de la croissance change dans la région où ils ont eu lieu : d'abord parallèle à la surface, elle est maintenant dirigée perpendiculairement à la surface du cône végétatif, de sorte qu'elle dégage peu à peu de celui-ci les bourrelets foliaires. Ces bourrelets *b''*, dès qu'ils sont accusés au dehors, croissent plus vite sur leur face externe que sur celle qui est contiguë à la tige, de sorte qu'ils encapuchonnent le point végétatif et le protègent.

La coupe longitudinale étudiée montre tous les états de développement de la feuille.

C'est seulement quand les feuilles se sont dégagées du méristème primitif sous la forme de bourrelets latéraux, que la section de la tige commence à se diviser en deux régions : une région centrale *c* et une région périphérique *ec*, cette dernière passant insensiblement au parenchyme des feuilles.

La séparation de la tige en ces deux régions est indiquée par l'apparition, à peu de distance de la périphérie, de plusieurs assises cellulaires *m* où le cloisonnement, plus actif que dans les autres régions, a lieu surtout en direction tangentielle, tandis qu'au centre le cloisonnement s'effectue dans tous les sens.

L'apparition des cloisons tangentielles détermine, dans la région périphérique, la formation d'assises régulières perpendiculaires à la surface conique de la tige, et se continuant avec les assises du parenchyme foliaire vers l'extérieur, tandis

qu'elles se confondent insensiblement avec les assises à peu près horizontales de la région centrale. Il en résulte que, dans toute l'étendue de la tige, les assises cellulaires sont assez régulièrement disposées en cuvette.

Malgré l'apparition de ces assises à cloisons tangentielles qui déterminent deux régions, il est impossible de trouver une ligne de démarcation précise entre la région centrale et la région périphérique, de sorte que la division de la tige en ces régions est pressentie plutôt qu'indiquée.

Mais cette distinction imparfaite n'existait pas au sommet, et l'on ne saurait retrouver au voisinage de celui-ci des initiales particulières pour les assises à cloisons tangentielles, car en suivant ces dernières jusqu'au point végétatif, on constate que ces assises s'évanouissent au voisinage de la région où les ébauches des feuilles se constituent, et qu'il n'en existe plus trace au point végétatif même.

La différenciation du méristème primitif en tissus durables est assez tardive chez l'*Iris sibirica*, et nous ne trouvons dans la coupe figurée aucune indication pour l'ébauche du tissu conducteur.

Le point végétatif du *Curcuma elata*, où la différenciation est plus précoce, nous montre (pl. 44, fig. 23) l'arrangement des tissus au sommet et l'ébauche des feuilles, semblables à ce que nous avons décrit pour l'*Iris sibirica*, avec cette différence que le nombre des cellules initiales paraît plus réduit. Après la constitution des ébauches foliaires, la distinction entre la région périphérique *ec* et la région centrale *c* est toujours indiquée par l'apparition des assises à cloisons tangentielles *m*.

On voit une feuille *b*¹, dont l'ébauche est annoncée par le cloisonnement des cellules du méristème en cette région, sans qu'aucune protubérance trahisse à l'extérieur cet appendice; tandis que la feuille *b*² est déjà apparente sous la forme d'un bourrelet. Les cellules de la région centrale *l*, situées à la base de ce bourrelet foliaire, sont orientées de telle sorte que leurs cloisons soient parallèles à une ligne oblique allant de la base de la feuille *b*² à la partie opposée de la tige. Ces cellules for-

ment plusieurs rangées qui viennent se confondre avec les assises à cloisons tangentielles séparant la tige en deux régions.

Elles représentent l'ébauche d'un des faisceaux libéroli-gneux qui se rendent aux feuilles, faisceaux qui traversent la tige de part en part, et dont j'ai déjà fait connaître l'existence dans l'*Acorus Calamus*.

C'est en effet dans ces cellules que le cloisonnement qui précède la formation des faisceaux de procambium aura lieu, cloisonnement dirigé parallèlement à l'axe d'orientation des cellules primitives dans lesquelles il se produit. On voit en effet, un peu plus bas dans la coupe, un faisceau de procambium constitué et se dirigeant dans la feuille b^3 , après avoir abandonné le côté de la tige opposé à celui sur lequel cette feuille est insérée.

Les faisceaux destinés à chaque feuille ne suivent pas tous la marche que je viens d'indiquer, ce sont seulement les faisceaux médians (deux généralement); les autres se constituent aux dépens de la région de la tige couverte par les feuilles auxquelles ils sont destinés et décrivent alors la double courbe caractéristique.

La même coupe montre, à la base, et indiquée par un trait plus fort, la limite qui sépare l'écorce du corps central, limite obtenue en remontant des régions de la tige où la différenciation est achevée vers le sommet.

Enfin la figure 10, planche 9, montre l'aspect général du point végétatif de l'*Iris sambucina* en septembre; on y voit se former le pédoncule floral, déjà constitué par quatre entrenœuds, tandis que les bourgeons b et b' vont, en se développant, continuer la tige souterraine.

On peut remarquer que chaque feuille reçoit dans la coupe, au moins deux faisceaux: l'un, f , provenant du côté de la tige sur lequel la feuille est insérée; l'autre, f' , provenant du côté opposé et traversant la tige de part en part pour aboutir à la feuille.

Il n'est pas inutile de faire remarquer la différenciation très

précoce de l'appareil reproducteur; cet appareil est constitué au mois de septembre et ne s'épanouira qu'au printemps de l'année suivante.

Étudions maintenant la différenciation complète des tissus dont nous venons de voir l'arrangement dans le point végétatif.

La différenciation commence à la fois dans la région centrale et dans la région périphérique.

Dans la région centrale, elle a lieu au centre même, où apparaissent les faisceaux de procambium dirigés tous perpendiculairement à la surface d'insertion des feuilles, et s'avancant peu à peu dans le parenchyme de celles-ci, à mesure qu'elles se développent. C'est donc la partie la plus profonde des faisceaux fibro-vasculaires qui apparaît d'abord. Puis la différenciation gagne progressivement la périphérie du corps central, et atteint la couche à plusieurs assises où les cloisons tangentielles sont nombreuses; alors se dégagent peu à peu du méristème, le parenchyme et les terminaisons inférieures des faisceaux communs.

Pendant ce temps, les feuilles ont grandi et la différenciation, qui avait commencé dans l'écorce au lieu même de leur insertion, a envahi progressivement les couches profondes de celle-ci.

Si, dans cette région, on fait la coupe transversale de la tige, et je prendrai comme exemple l'*Asphodelus luteus* (pl. 12, fig. 30), cette coupe offre à l'examen : le corps central *c* où les faisceaux communs *f* sont constitués à l'état d'ébauches (dans quelques-uns les vaisseaux spiralés sont déjà formés), et l'écorce *ec*, séparés par une couche à plusieurs assises de cellules *m* en voie de division active. La distinction de ces parties est rendue plus nette par la présence de l'air dans les méats intercellulaires au sein des régions périphérique et centrale, où la différenciation est presque achevée, tandis qu'il n'y a pas d'air dans la zone intermédiaire, qui conserve sa transparence au milieu des régions voisines opaques.

Cette zone transparente *m* représente le dernier vestige du

méristème primitif, qui persiste plus longtemps à la limite de la région centrale et de la région périphérique. A partir de ce moment, le développement varie suivant qu'on étudie une tige produisant des racines ou un appareil reproducteur.

1° *Tiges sans racines*. — Si la tige examinée est reproductrice (hampe florale d'Iris, de Lis, etc.) ou forme une tige aérienne portant les feuilles (*Ruscus*), les différenciations centrifuge de la région périphérique et centripète de la région centrale se poursuivent sans interruption et régulièrement. Aussi, bientôt, les deux processus de différenciation se touchent, et la tige a acquis ses dimensions définitives.

L'écorce est la région périphérique de la tige caractérisée parce que la différenciation s'y effectue en direction centripète; le *corps central* est la région caractérisée parce que la différenciation s'y effectue en direction centrifuge.

Dans quelques cas (spadice d'*Acorus Calamus*, pédoncules floraux des *Crocus*, tiges aériennes de quelques Aroïdées (*Philodendron*), le parenchyme de l'écorce et celui du corps central sont formés de cellules semblables, et il n'existe aucune limite précise entre ces deux régions, car l'anneau de méristème, qui les délimitait nettement pendant le développement, a disparu.

Mais, le plus souvent, les cellules extérieures du corps central, différenciées les dernières, épaississent et lignifient fortement leurs parois, et constituent la gaine prosenchymateuse qu'on rencontre chez la plupart des tiges aériennes quand celles-ci sont des supports d'appareils reproducteurs (pédoncules floraux des Iridées, Liliacées, etc.), ou quand elles représentent de simples organes d'assimilation (*Ruscus*, *Smilax*, *Asparagus*, etc.).

M. Falkenberg a distingué, avec beaucoup de soin, les variations qui s'accomplissent dans ces tiges aériennes, cela me permettra de ne pas insister davantage sur cette question. Je me borne à faire remarquer que les dispositions qu'il a décrites pour quelques hampes florales ou tiges aériennes sont très générales.

Chez les appareils végétatifs souterrains, la différenciation

définitive se complique de l'apparition, à la limite de l'écorce et du corps central, des racines adventives et du réseau qui les unit aux faisceaux communs.

Avant d'étudier les modifications qu'apporte à la structure de la tige le développement de ces organes, on me permettra de présenter quelques observations suggérées par les descriptions précédentes.

Les cellules de méristème qui composent le sommet de la tige offrent des initiales toujours distinctes pour l'épiderme, et un nombre variable d'initiales pour le massif cellulaire recouvert par l'épiderme. On ne trouve jamais au sommet même, l'indication des deux régions principales de la tige : écorce et corps central.

C'est seulement après la constitution des ébauches foliaires, qu'une première séparation se trahit à la vue par l'apparition, entre les deux régions, d'une couche annulaire où persiste en dernier lieu le méristème primitif, et où se forment, très tard dans les tiges végétatives, les racines adventives. Aussi la limite précise entre l'écorce et le corps central ne peut-elle être fixée que quand la différenciation des tissus est presque achevée.

Dans ces conditions, nous sommes conduits à rejeter, pour la tige, les termes de *périblème* et de *plérome* proposés par M. Hanstein.

En effet, ces termes désignent deux régions de tissus, distinctes de bonne heure au sein du méristème primitif, ayant leurs initiales ou cellules mères propres, et qui, par leur évolution individuelle, fournissent, l'un toute l'écorce, l'autre le corps central. Mais puisque le corps central et l'écorce ne sont pas distincts dans la tige, même à une grande distance du sommet, puisque la séparation existe seulement lorsque l'évolution des tissus est achevée ou presque achevée, les termes de *périblème* et de *plérome* ne sauraient convenir.

On ne peut davantage accepter la conception de M. Russow, dans laquelle ce botaniste distingue au sein du méristème terminal trois régions génératrices : l'*existème*, le *mésistème*,

et l'*endistème*, fournissant respectivement l'écorce, le système des faisceaux et la moelle.

Il faudrait, pour accepter une semblable systématisation des tissus, démontrer que les trois régions précitées sont nettement et toujours séparées jusqu'au sommet, ce qui n'existe pas. D'ailleurs il suffit, pour comprendre les inconvénients de la division du méristème terminal en ces différentes régions, de faire remarquer qu'un même faisceau fibro-vasculaire tirerait son origine des trois zones à la fois. Si l'on se reporte à la figure 23, planche 11, du sommet de *Curcuma elata*, ou à la figure 10, planche 9, du sommet d'*Iris sambucina*, on verra que les faisceaux (f' et f) qui traversent la tige de part en part pour se rendre aux feuilles situées du côté opposé à celui qui contient leurs terminaisons inférieures, devraient être divisés en quatre parties ayant chacune une origine spéciale.

Mais si l'on rejette les idées de MM. Hanstein et Russow, il faut cependant remarquer que l'écorce et le corps central, non individualisés jusqu'au sommet, forment toujours, au bout d'un certain temps, deux régions bien distinctes. Comment alors définira-t-on les termes d'écorce et de corps central? Quels seront les caractères anatomiques qui permettront d'indiquer la limite entre les deux régions que ces termes désignent?

Ainsi qu'on l'a vu plus haut, l'écorce est la région périphérique de la tige caractérisée par un développement centripète; tandis que le corps central est caractérisé par un développement centrifuge.

Où est la limite entre ces deux régions?

Pour ce qui concerne les tiges sans racines, et sauf quelques cas où l'écorce passe insensiblement à la région centrale quand l'évolution est achevée (*Crocus*, pédoncules floraux d'*Acorus*), la limite entre le corps central et l'écorce est formée par le contour externe de la gaine de cellules lignifiées qui apparaît si fréquemment, et se constitue aux dépens des assises extérieures du corps central.

Il nous reste à indiquer cette limite pour les tiges à racines.

2° *Tiges pourvues de racines adventives*. — Auparavant, nous devons étudier l'évolution définitive de ces tiges, évolution qui se termine par la constitution de la couche génératrice des racines.

Sisyrinchium striatum. — Le développement des tissus au sommet de la tige dans cette espèce confirme ce que nous avons exposé chez l'*Iris sibirica* et le *Curcuma elata*. Nous bornerons notre examen à la région où le corps central, déjà bien constitué, est séparé de l'écorce par une couche de méristème où le cloisonnement s'effectue surtout en direction tangentielle.

Les cellules, qui composent les assises de cette couche immédiatement appliquées contre les terminaisons inférieures des faisceaux communs, se cloisonnent à ce moment dans toutes les directions, et organisent des cordons de procambium courant obliquement à la surface des faisceaux communs en formant un réseau. Pendant ce temps, l'écorce achève de se former aux dépens des assises externes de la même couche (1). Bientôt, l'assise appliquée contre les faisceaux du réseau à l'état procambial développe un endoderme. Cette assise doit être envisagée comme l'assise corticale interne, tandis que les parties du méristème qui ont organisé les faisceaux de procambium sont à rapporter au corps central, et représentent le méristème particulier que j'ai proposé d'appeler *couche dictyogène*. Les cellules de l'endoderme sont,

(1) A ce moment on peut déjà, sur des coupes longitudinales et sur des coupes transversales, fixer avec une assez grande certitude la limite de l'écorce et du corps central. En effet, les cellules qui prennent part à la formation de l'écorce contiennent des grains d'amidon ; ces grains remplissent complètement les cellules, ou sont localisés sur les faces inférieure et supérieure (dans les coupes longitudinales) ; leur diamètre est d'autant plus petit qu'on s'avance davantage vers l'intérieur. D'autre part, les cellules qui composent l'assise périphérique du corps central ne contiennent jamais d'amidon. Elles se détachent sur les coupes, par leur transparence, des cellules corticales rendues opaques par la présence de l'amidon.

Cette localisation de l'amidon est très générale ; elle m'a été parfois utile pour délimiter l'écorce et le corps central dans certaines coupes.

en effet, toujours en concordance avec celles de l'écorce, tandis qu'elles alternent avec celles de la couche dictyogène.

En certains points, une multiplication très active des cellules de la couche dictyogène a lieu, et provoque la formation de mamelons qui représentent l'ébauche des racines adventives. En même temps, les cellules corticales internes contribuent aussi à l'édification de ces mamelons; mais, tandis que les cellules de la couche dictyogène organisent le cylindre central et le parenchyme cortical de la jeune racine, les assises corticales internes contribuent à en former la coiffe *cf.* Il est relativement facile d'observer ce fait en suivant, sur la coupe, toutes les assises cellulaires à partir des points où l'endoderme commence à apparaître. Si l'on remarque, en outre, que la coiffe est une formation centripète, tandis que le corps de la racine est, par rapport à la tige sur laquelle il s'insère, une formation centrifuge, on trouvera régulière cette origine double de la racine, puisque l'écorce est à développement centripète, tandis que les assises extérieures du corps central ont un développement centrifuge.

Quoi qu'il en soit de leur origine, les racines, dès qu'elles se sont constituées avec leurs régions caractéristiques, ne subissent dans leur évolution, chez le *Sisyrinchium*, aucun arrêt de croissance, et elles s'échappent bientôt à travers l'écorce. Pendant ce temps, le réseau radicifère lignifie ses faisceaux, d'abord aux points où ceux-ci touchent les faisceaux communs, points où s'effectue la communication entre les faisceaux des traces foliaires et le système de la racine; puis, la lignification gagne peu à peu la périphérie, et plus tard envahit la base de la racine pour progresser peu à peu vers son sommet.

C'est au moment où les racines se constituent, que l'endoderme commence à se différencier du parenchyme cortical. Ses cellules sont irrégulières (fig. 14, *end*, pl. 10), et leurs parois conservent les plissements latéraux.

Le *Marica Northiana* offre avec beaucoup de netteté les circonstances de l'apparition de l'endoderme et les modifications qu'il subit plus tard.

Une coupe transversale, pratiquée dans la région jeune, à la limite de la région centrale *c* et de la région périphérique *ec*, ne montre aucun vestige de cette assise spéciale. Les faisceaux (fig. 7, pl. 9) communs *f* sont déjà distincts à l'état de cordons de procambium; dans quelques-uns on voit même les cellules spiralées différenciées, mais on n'aperçoit encore aucune ébauche des formations radicifères. Les assises cellulaires *m*, qui se trouvent en dehors des faisceaux communs les plus extérieurs, forment un parenchyme à peine distinct du tissu conjonctif du reste de la coupe.

Un peu plus bas (fig. 8), l'endoderme *end* existe avec ses plissements caractéristiques, tandis que l'assise comprise entre l'endoderme et les faisceaux communs s'est multipliée par des cloisons tangentielles et a constitué un méristème nouveau, la couche dictyogène, dans le sein duquel s'organisent à l'état procambial les faisceaux du réseau *fr*.

On peut s'assurer, en même temps, que les cellules de l'endoderme alternent assez régulièrement avec les assises cellulaires de la couche dictyogène, et sont, au contraire, en superposition radiale avec les cellules internes de l'écorce, dont quelques-unes ont subi un cloisonnement en direction tangentielle, dernier vestige de l'activité du méristème primitif.

Ces rapports de l'endoderme avec les tissus voisins confirment l'opinion qu'avait déjà exprimée M. Falkenberg, et que je partage : à savoir, que l'endoderme représente l'assise corticale interne, et ne dépend pas du corps central. On trouvera d'ailleurs plus loin de nouvelles confirmations de cette opinion.

Cet endoderme ne conserve pas toujours ses caractères. Bientôt (fig. 9, pl. 9), les parois de ses cellules s'épaississent et prennent la forme en V (1). En même temps, quelques-unes

(1) Quand l'endoderme est définitivement constitué, ses parois se colorent uniformément par la fuchsine ou la purpurine; mais si l'on fait agir d'abord la potasse avant le réactif colorant, la paroi se laisse décomposer en une lamelle moyenne, inaltérée par l'alcali, et prenant une coloration rose intense par la

des cellules qui composent les assises externes du corps central lignifient également leurs parois, de sorte que les faisceaux du réseau radicifère et l'endoderme sont soudés en une masse commune, ce qui rend difficile la dissection du réseau radicifère.

On voit ainsi que l'anneau de méristème primitif, qui persiste assez longtemps entre l'écorce et le corps central, se transforme peu à peu en tissus durables, et achève de constituer les couches internes de l'écorce et les couches externes du corps central.

La plupart des cellules qui contribuent à former l'écorce se transforment directement en cellules de cette dernière région, sans subir de nouvelles divisions, ou n'en subissent que peu ; on voit s'organiser, au contraire, dans les cellules formant l'assise extérieure aux faisceaux communs, un nouveau méristème qui tient sous sa dépendance l'évolution des racines et du système vasculaire qui les attache à la tige.

Il existe cependant des plantes chez lesquelles la différenciation dernière du méristème primitif est accompagnée d'un cloisonnement actif dans la région destinée à fournir l'écorce (*Asphodelus luteus*, *Strelitzia*, *Musa paradisiaca*).

Si nous examinons, par exemple, des coupes transversales d'*Asphodelus luteus*, pratiquées en descendant du sommet de la tige souterraine vers sa base, nous trouvons à une certaine distance du sommet, la coupe qui a été précédemment examinée (fig. 30, pl. 12) et qui montre déjà différenciés l'écorce *ec* et le corps central *c* ; mais, entre les deux régions, il existe une couche de cellules *m* en voie de division, constituant un anneau de tissu clair et représentant l'anneau du méristème pri-

fuchsine, et deux lamelles latérales, gonflées au point d'envahir presque toute la cavité de la cellule. Elles se colorent faiblement en rose.

Ces caractères se retrouvent partout, toutes les fois que les cellules de l'endoderme sont fortement épaissies ; ils sont communs aux cellules qui composent l'arc fibreux des faisceaux. — Le traitement successif par la potasse et la fuchsine permet en outre de distinguer les véritables vaisseaux des cellules à parois épaissies, qui accompagnent si souvent ceux-ci dans les faisceaux des Monocotylédones.

mitif qui persiste entre l'écorce et le corps central. La figure 31 montre une partie de la coupe plus grossie ; on peut constater que les cellules du méristème primitif continuent à se cloisonner en direction tangentielle, mais le cloisonnement n'est pas très important.

Un peu plus bas et dans la région où naissent les racines (fig. 32, pl. 12), le cloisonnement devient très actif dans toute l'épaisseur de ce tissu incomplètement différencié. Il en résulte que non seulement le corps central, mais aussi l'écorce, s'accroissent ainsi par l'effet de ce cloisonnement important. La couche dictyogène a, dans cette espèce, une importance très grande, car elle développe quinze ou vingt assises radiales de parenchyme, au milieu duquel se trouvent plongés les faisceaux du réseau. Les divisions qui précèdent la différenciation dernière de l'écorce sont aussi très nombreuses ; aussi les cellules du parenchyme cortical sont-elles, dans sa partie interne, distribuées en séries radiales très régulières, comme le montre la figure 32 qui appartient à la région où le cloisonnement a acquis une grande intensité.

Quand les racines sont constituées à l'état d'ébauche, l'endoderme apparaît avec ses plissements caractéristiques dans l'assise corticale, qui s'est différenciée la dernière.

Ainsi, en résumant ce que nous avons vu jusqu'ici concernant le développement des tissus au sommet végétatif des tiges en voie de croissance, nous constatons qu'après l'ébauche des bourrelets foliaires que la tige développe, le méristème primitif, formé à l'origine d'un tissu homogène, se différencie en deux régions, l'une centrale et l'autre périphérique, par la localisation du cloisonnement en direction tangentielle au sein d'une couche à plusieurs assises située entre ces deux régions.

Comme la transformation des cellules de méristème à l'état de cellules durables commence à la fois au centre de la tige et à la périphérie, pour progresser de ces points, en direction opposée, vers les assises à cloisons tangentielles, il arrive bientôt que celles-ci forment, un peu plus bas dans la tige, un anneau

de tissu générateur séparant la région centrale de la région périphérique déjà différenciées.

Cet anneau constitue le reste du méristème primitif, il se réduit peu à peu à mesure que la différenciation progresse, et finit par s'évanouir.

Il est important de remarquer qu'à aucun moment on ne trouve de limite précise entre cet anneau de méristème et les régions déjà différenciées. Il est donc impossible d'accorder à cette région une existence indépendante comme méristème spécial, et de l'appeler avec M. Sanio un *anneau d'épaississement*, ou avec M. Guillaud un *périméristème*.

Dans les tiges aériennes, sans racines adventives, constituant les appareils reproducteurs, ou portant à la fois les organes d'assimilation et les fleurs, la transformation du méristème primitif en tissus durables s'accomplit avec une grande régularité, et, tandis que les assises externes de la couche de méristème, qui persiste longtemps, se transforment progressivement en parenchyme cortical, les assises internes, après l'individualisation des faisceaux communs, constituent, à la périphérie du corps central, une gaine de prosenchyme.

Mais dans les tiges souterraines qui développent les racines, il se constitue, immédiatement en dehors des faisceaux communs, aux dépens du méristème primitif encore actif, une assise génératrice dont les cloisonnements détermineront la formation du méristème secondaire ou couche dietyogène, au sein duquel s'organisent les racines et le système de faisceaux anastomosés qui les relie à la tige.

Ce méristème, qui succède au méristème primitif sans aucun temps d'arrêt, dure plus ou moins longtemps à la périphérie du corps central; en même temps, l'écorce achève sa différenciation, qui est terminée, au plus tard, au moment où le réseau radicifère est constitué.

Dans certains cas, la différenciation de l'écorce est rapide et n'est précédée que par des cloisonnements sans importance (*Marica*, *Convallaria*, *Paris*, *Carex*, etc.). L'écorce est alors constituée par un parenchyme homogène dont les cellules sont

agencées sans régularité. Dans d'autres cas, au contraire, la différenciation de l'écorce, qui s'achève pendant la constitution des racines, est précédée d'un cloisonnement en direction tangentielle assez actif, de sorte que le parenchyme cortical hétérogène se laisse diviser en une partie externe, formée de bonne heure, à cellules sans régularité, et en une région interne dont les cellules sont régulièrement disposées en files radiales. C'est par ce cloisonnement tardif de l'écorce que certaines plantes (*Asphodelus*, *Musa*, *Strelitzia*, etc.) accroissent beaucoup celle-ci.

Sous le terme de périméristème, M. Guillaud a donc confondu la différenciation dernière du méristème primitif, la constitution du méristème spécial qui préside à la formation des racines, et le cloisonnement tardif de l'écorce corrélatif de l'évolution de ce méristème.

Nous pouvons encore citer, comme exemple du développement des tissus qui séparent le corps central de l'écorce, la *Musa paradisiaca*. Cette espèce présente une tige courte entièrement souterraine, et dont la région supérieure est couverte par les bases des feuilles. Les racines se développent sur toute l'étendue de la tige et offrent une disposition remarquable; elles s'insèrent, généralement au nombre de trois, en un même point de la tige, et leurs axes sont situés dans le plan qui contient l'axe de la tige; elles présentent des flexions géotropiques d'inégale intensité.

Si l'on pratique des coupes longitudinales de la tige, on remarque que le point végétatif est peu développé; mais, grâce au cloisonnement intense qui s'opère d'abord dans toute l'étendue du méristème primitif, puis dans les assises à cloisons tangentielles où ce méristème persiste en dernier lieu, la tige acquiert bientôt une épaisseur considérable; c'est seulement à ce moment que la différenciation définitive a lieu.

La transformation du méristème primitif en tissus durables a donc lieu ici, comme dans les autres Monocotylédones, en deux phases: pendant la première phase, le cloisonnement s'effectue dans toute l'étendue du méristème primitif et dans tous les

sens ; pendant la seconde phase, le cloisonnement se localise, par suite d'une différenciation précoce de la région centrale et de la région périphérique, dans une région intermédiaire de la tige. Ce cloisonnement, peu actif dans les tiges grêles (*Iris sibirica*, *Sisyrinchium*, *Marica*, *Carex*), est très important dans l'*Asphodelus luteus* (fig. 31, pl. 12), le *Musa paradisiaca* et autres Musacées (fig. 25, 26, 27, pl. 11), car il permet à la tige d'acquérir son diamètre définitif.

M. Sanio (1) a très bien étudié dans les *Ruscus* cette différenciation dernière de la tige, mais il la rattache au jeu d'un anneau d'épaississement, au lieu de la considérer comme le dernier vestige du méristème primitif. Or, on ne peut retrouver les initiales de cet anneau d'accroissement au point végétatif, puisqu'il s'évanouit à la base des ébauches des feuilles.

La planche 11 (fig. 25, 26, 27) montre dans le *Musa* l'évolution du réseau radicifère dont l'apparition précède la différenciation définitive de la tige. La figure 25 offre en *f* les terminaisons inférieures des faisceaux communs ; en dehors de celles-ci, le cloisonnement s'opère en diverses directions au sein des assises radiales internes, pour constituer la couche dictyogène *m*, tandis que l'écorce achève de se former en *ec*. La figure 26 montre, constitués à l'état procambial, les faisceaux du réseau *fr* avant que les faisceaux communs les plus extérieurs soient différenciés. Enfin, la figure 27 représente les faisceaux du réseau constitués définitivement ; ces faisceaux *fr*, collatéraux, sont formés à la partie interne par des vaisseaux rayés, à la région externe par quelques cellules libériennes. Enfin, l'endoderme que nous avons toujours rencontré jusqu'ici, n'existe pas avec ses caractères habituels, mais on le rencontre chez d'autres Musacées (*Heliconia speciosa*, *Strelitzia augusta*).

4. — Examen des plantules de germination.

Les racines et le réseau qui les unit à la tige sont formés aux dépens d'une assise génératrice constituée par l'assise périphé-

(1) Sanio, *loc. cit.*, p. 357.

rique du cylindre central. Tels sont les faits que j'ai exposés avant de connaître les résultats publiés par M. Falkenberg.

Pour achever de les mettre en évidence, il convient d'examiner le développement de ces organes dans les plantules en voie de germination.

La figure 1, planche 9, représente une coupe longitudinale d'une plantule de germination d'*Iris sibirica*, pourvue de deux feuilles épanouies, se nourrissant encore au moyen de sa racine principale. On voit le cylindre central de cette dernière s'évaser peu à peu et passer insensiblement au corps central du rhizome, pendant que les faisceaux de la racine se modifient et préparent le passage de la racine à la tige décrit par M. Gérard. Ce passage s'effectue, chez beaucoup de Monocotylédones, plus lentement que cet observateur ne l'a affirmé (1).

En pratiquant des coupes transversales dans toute l'étendue de cette plantule, on obtient les divers intermédiaires du passage de la tige à la racine. Les trois coupes (fig. 2, 3, 4), correspondant aux niveaux XX' $X_1X'_1$ $X_2X'_2$, sont seules intéressantes à examiner. La figure 2 passe dans la racine et montre les quatre lames vasculaires et les quatre îlots libériens dont se compose le pivot; entre ceux-ci et l'endoderme pourvu de ses plissements caractéristiques, se trouve le péricambium formé d'une assise cellulaire.

La figure 3 montre déjà des modifications importantes : les vaisseaux et le tissu libérien sont orientés suivant des plans parallèles au plan principal des feuilles. Dans la tige même, au milieu du tissu conjonctif qui n'existait pas plus bas, on voit quelques vaisseaux isolés en relation avec les faisceaux du cotylédon, et de chaque côté une lame de tissu vasculaire renforcée extérieurement par un segment de tissu criblé. L'assise péricambiale est encore simple, mais l'endoderme, dont les cellules offrent toujours les plissements caractéristiques, offre çà et là des cloisons tangentiellles. Dans la figure 4, le passage est achevé, et le tissu conducteur est dissocié en

(1) Gérard, *Recherches sur le passage de la racine à la tige* (Ann. sc. nat., 6^e série, t. XI, 1881).

faisceaux libéroligneux orientés à la manière normale ; on voit en *v* les faisceaux du cotylédon. Mais l'assise péricambiale n'est plus simple, les cellules qui la composent se sont cloisonnées tangentiellement une ou deux fois, et ont constitué une couche de méristème, dans laquelle se forment bientôt des faisceaux à direction oblique, anastomosés en réseau, et des racines adventives destinées à remplacer la racine primaire dont l'existence est de courte durée : cette couche de méristème constitue ce que j'ai proposé d'appeler la couche dictyogène. En même temps, les cellules corticales internes n'ont pas encore pris les caractères de l'endoderme, car elles subissent de nombreux cloisonnements pendant l'évolution de la couche dictyogène. C'est seulement quand les faisceaux du réseau sont constitués à l'état procambial et que les jeunes racines sont déjà individualisées sous la forme de mamelons coniques, que l'endoderme apparaît sur l'assise corticale interne, excepté aux points où se trouvent les cônes radiculaires.

On doit donc, d'après ce qui précède, considérer la couche dictyogène des tiges souterraines comme un méristème issu de l'assise périphérique du cylindre central, continuant dans la tige le péricambium de la racine, et par suite, considérer l'endoderme qui protège les formations issues de son activité comme l'équivalent de l'endoderme de la racine, c'est-à-dire comme une différenciation spéciale de l'assise corticale interne.

Nous nous bornerons à constater la généralité de cette formation particulière, car il est impossible de fixer avec certitude son rôle physiologique et les causes de son apparition.

Dans le but de vérifier les faits qui viennent d'être exposés pour l'*Iris sibirica*, j'ai examiné les plantules de germination d'un grand nombre de Monocotylédones, et j'y ai retrouvé les mêmes faits : c'est-à-dire la continuation de l'endoderme de la racine dans celui de la tige et la continuation de l'assise péricambiale de la racine par l'assise périphérique, assise génératrice de la couche dictyogène de la tige. Il n'y a à noter que quelques différences secondaires : passage de la tige et de la racine très court dans certaines plantes (Commélynées,

Cypéracées); développement précoce des racines adventives (*Triticum*, *Canna*), qui sont constituées déjà dans l'embryon.

Je citerai notamment comme d'excellents objets de démonstration les espèces suivantes: *Funkia ovata*, *Marica Northiana*, *Pardanthus chinensis*, *Commelyna communis*, *Typha angustifolia*, *Triglochin palustre*, *Asphodelus luteus*, *Arum italicum*, *Gladiolus communis*.

J'insisterai sur l'examen d'une plantule de germination de *Ruscus*. Dans cette espèce, le passage de la structure de la racine à celle de la tige s'effectue très lentement, et l'on peut en saisir toutes les phases, en même temps qu'on s'assure de la continuation du péricambium de la racine par l'assise périphérique du corps central de la tige.

Des coupes transversales, pratiquées dans la tige, montrent (fig. 19, pl. 10) l'endoderme *end*, dont les cellules sont pourvues des plissements caractéristiques; cet endoderme recouvre l'assise périphérique dont les cellules alternent ordinairement avec les siennes, comme on l'observe toujours dans la racine. Cette assise périphérique *n* est devenue génératrice, en certains points au moins, car on voit apparaître dans ses cellules des cloisons tangentielles; ces cloisons déterminent la formation du méristème ou couche dictyogène qui préside à la formation des racines.

Dans les mêmes préparations d'une plantule de germination, on trouve parfois des racines en voie de formation; la figure 18, planche 10, présente une ébauche de ces organes. Le cloisonnement s'est effectué avec intensité dans la couche dictyogène, et a déterminé la formation d'un mamelon cellulaire. En même temps, les assises internes de l'écorce (deux ou trois) se sont cloisonnées au devant du mamelon radiculaire et ont contribué à augmenter sa masse; mais tandis que, d'une part, elles forment toute la coiffe *cf*, d'autre part, la couche dictyogène a constitué le cylindre central *o* et le parenchyme cortical *q* de la racine, qui sont à peine indiquées dans le dessin que je représente.

Pendant que s'organise un centre de croissance pour la jeune racine, qui va croître désormais dans une direction

perpendiculaire à la tige, quelques cellules de l'écorce *el*, qui se trouvent en face de l'ébauche de la racine, perdent leur contenu, s'aplatissent et forment, au-devant du mamelon de racine, un croissant de cellules mortes. La mort gagnant progressivement les cellules qui sont en dehors, celles-ci s'aplatissent également et laissent ainsi grandir librement, au milieu de l'écorce, la jeune racine, jusqu'au moment où celle-ci se fait jour au dehors et s'accroît dans l'air.

Le *Ruscus aculeatus* nous offre encore un sujet important d'observation. La figure 15, planche 10, montre une coupe longitudinale d'une plantule de germination qui a développé des rameaux aériens, pendant que la tige souterraine se constitue ; cette coupe est pratiquée dans la région où la pousse aérienne s'insère sur le rhizome.

Le corps central renferme un certain nombre de faisceaux ; il présente à droite le point végétatif, tandis qu'à gauche on voit une ébauche de racine. Dans la partie souterraine de la tige, le corps central est limité par l'endoderme, dont les cellules n'offrent pas la régularité qu'on observe dans le *Marica* ou l'*Iris sibirica* (fig. 16, pl. 10). Dans la tige aérienne, l'endoderme fait défaut, mais les faisceaux les plus extérieurs du corps central sont noyés dans un anneau de prosenchyme lignifié, dont les cellules sont nettement séparées, en dehors, du parenchyme cortical, tandis qu'elles se transforment graduellement, vers l'intérieur, en parenchyme médullaire non lignifié et à parois minces (fig. 17, pl. 10).

Mais on peut s'assurer que l'anneau lignifié des rameaux aériens est constitué aux dépens des assises extérieures du corps central, et que l'écorce n'y prend aucune part, car sur la coupe longitudinale, on voit l'endoderme, qui revêt la région centrale de la partie souterraine, se continuer à la base de la pousse aérienne sur un court espace, et recouvrir alors les cellules lignifiées qui constituent l'organe de soutien de ces pousses.

Cette observation vient confirmer d'une manière décisive

l'opinion émise déjà par M. Falkenberg (1) que la gaine du corps central de la tige chez les Monocotylédones est double par son origine : tantôt elle est formée par l'assise corticale interne (*Rindenscheide*) et correspond alors à notre endoderme, tantôt elle est due à la lignification des cellules les plus extérieures de la région centrale et constitue alors la *gaine externe* (*Aussenscheide*) dont on vient de voir l'indépendance complète vis-à-vis de l'écorce.

5. — Réseau radicifère ; sa disposition et sa structure.

Pour terminer l'exposé du type général de structure, nous examinerons les produits de la couche dictyogène et particulièrement le réseau radicifère.

Ainsi que je l'ai déjà indiqué plus haut, les coupes transversales ou longitudinales de la tige montrent que les faisceaux qui ont pris naissance dans le méristème formé par le cloisonnement de l'assise périphérique, sont coupés obliquement, et, par suite, courent à la surface du corps central dans toutes les directions en formant un réseau.

Il fallait isoler ce réseau pour reconnaître ses dispositions générales. Je suis arrivé à isoler le réseau par la dissection et l'emploi de réactifs colorants.

En général, le procédé qui réussit le mieux consiste à faire bouillir longtemps le fragment de plante dans une lessive de potasse caustique pour désagréger complètement les grains d'amidon et ramollir les tissus.

Après lavage à grande eau, on enlève au pinceau et à l'aide des aiguilles, le parenchyme cortical jusqu'à la surface du corps central ainsi mis à nu. En laissant séjourner la préparation quelques minutes dans la fuchsine ammoniacale, on obtient, après lavage à l'eau, une préparation dans laquelle les faisceaux sont colorés en rose et se détachent sur le fond jaunâtre des tissus. La figure 21 (pl. 11) représente un fragment du corps

(1) Falkenberg, *loc. cit.*, p. 129.

central d'*Hedychium coronarium*, préparé par la méthode qui vient d'être indiquée.

On trouve à la périphérie du corps central, d'abord les terminaisons inférieures des faisceaux communs *f*, qui s'anastomosent en formant un réseau à mailles étroites et allongées suivant l'axe du rhizome; en certains points, ces mailles s'élargissent beaucoup et forment des fentes en boutonnières *b* que traversent les faisceaux des traces foliaires pour se rendre aux feuilles.

Immédiatement en dehors de ces terminaisons des faisceaux communs, on aperçoit le réseau radicifère *fr*, dont les mailles irrégulières recouvrent tout le corps central, en laissant libres les boutonnières qui servent au passage des faisceaux des traces foliaires. Ce réseau constitue un certain nombre des soleils dont les rayons s'anastomosent, chaque soleil *r* représentant la base d'insertion d'une racine adventive. Ce réseau est formé par des vaisseaux et du tissu criblé; les vaisseaux sont formés, le plus souvent, d'un ou de deux vaisseaux rayés toujours fermés, qui s'appliquent par leurs extrémités sur les faisceaux communs. La dissection ne peut pas montrer la disposition du tissu libérien, car l'ébullition par la potasse a tout altéré. Mais les coupes transversales du rhizome dans cette région (fig. 20, pl. 41) montrent que le tissu libérien *l* est disposé contre l'endoderme *end*, dont il est parfois séparé par une assise de cellules assez grandes.

Ce tissu libérien forme des plages d'étendue variable dans lesquelles se trouvent noyés les vaisseaux rayés, de sorte que, si ces derniers sont nettement disposés en réseau, on ne pourrait trouver la même disposition pour le liber, dont toutes les parties sont confluentes en une couche continue à la périphérie du corps central. Si l'on compare cette région de la tige d'*Hedychium* aux dessins que figure M. Van Tieghem pour l'*Acorus gramineus*, on sera frappé de leur ressemblance. Ces deux régions offrent donc à l'observateur, non plus des faisceaux en voie de formation, comme l'indique M. Van Tieghem au sujet de l'*Acorus gramineus*, mais le tissu conducteur servant

de lien entre les racines et la tige, tissu dissocié en faisceaux anastomosés.

Il suffit, pour s'assurer que cette zone n'est plus une zone génératrice, d'observer que l'on n'y trouve pas de cellules en voie de cloisonnement, comme cela devrait être si cette couche de méristème était encore en activité. M. Falkenberg, en critiquant l'existence d'une zone génératrice incomplète ou complète chez certaines Aroïdées, ne s'est pas rendu compte (1) de la véritable signification des faisceaux dans cette région ambiguë.

En effet, s'il reconnaît avec netteté que chez les Monstérinées (*Scindapsus multijugus*), les faisceaux incomplets de la zone appelée génératrice par M. Van Tieghem, sont constitués par le squelette fasciculaire des racines adventives, il s'est mépris sur la nature des faisceaux analogues de l'*Acorus Calamus*, car il les considère comme les terminaisons inférieures des faisceaux communs, et assimile à ce point de vue le rhizome d'*Acorus Calamus* au rhizome de *Typha*.

Cette opinion ne peut être admise, j'ai montré (2) chez l'*Acorus* la disposition du réseau radicifère, et l'examen des coupes transversales du rhizome de cette plante montre une complète analogie avec les coupes représentées de l'*Hedychium coronarium*.

Pour toutes les Aroïdées décrites par M. Van Tieghem, les faisceaux de la zone dite génératrice représentent donc le réseau vasculaire qui unit les racines à la tige. J'ai vérifié le fait pour un grand nombre d'Aroïdées, et j'y reviendrai plus loin en examinant la structure des tiges aériennes.

Le réseau radicifère peut être isolé par les procédés que j'ai indiqués chez un grand nombre de Monocotylédones. On peut employer encore pour obtenir ce résultat le procédé par macération. On favorise, dans l'eau où sont placés des fragments de rhizome, le développement du *Bacillus Amylo-*

(1) P. Falkenberg, *loc. cit.*, p. 112 et suiv.

(2) L. Mangin, *Relations anatomiques entre la feuille, la tige et l'axe floral chez l'Acorus Calamus* (Bull. Soc. des sciences. Nancy, 1879).

bacter (1), et après lavage et coloration par la fuchsine, on obtient des préparations très démonstratives ; ce procédé a l'inconvénient d'exiger beaucoup de temps, la destruction des tissus étant très lente.

Je signalerai notamment les rhizomes de *Ruscus*, de *Polygonatum*, de *Colocasia*, d'*Iris*, de *Pardanthus*, etc., comme des exemples remarquables pour l'étude du réseau radicifère.

On éprouve quelquefois des difficultés à isoler le réseau, notamment quand la gaine est complètement lignifiée, et que les cellules extérieures du corps central, interposées aux faisceaux du réseau, sont transformées en sclérénchyme. Il est alors nécessaire de s'adresser à des régions plus jeunes.

Comment les racines s'insèrent-elles sur le réseau ? M. Falkenberg admet que les faisceaux de la racine s'épanouissent en rayonnant dans toutes les directions et, après une course flexueuse plus ou moins longue, s'accrochent aux faisceaux communs.

M. Falkenberg considère cette disposition comme absolument générale et figure, pour la rendre plus saisissante, un schéma (2).

La généralité du mode d'insertion admis par M. Falkenberg est contestable, ainsi qu'on le verra par l'étude des Pandanées, mais en outre, on doit concevoir les choses d'une manière différente. Les faisceaux libériens et ligneux de la racine, chez le *Scindapsus pinnatus* par exemple, restent séparés les uns des autres, et, au point où celle-ci se rattache au corps central de la tige, ces faisceaux se continuent par ceux du réseau en rayonnant dans tous les sens : les faisceaux libériens restent en dehors des faisceaux ligneux avec lesquels ils se superposent plus ou moins exactement.

(1) Cette Bactérie se nourrit, on le sait, tantôt de l'amidon contenu dans les tissus, tantôt de la cellulose qui forme le parenchyme interposé entre les faisceaux ; par suite, elle dissocie ces derniers ou rend le parenchyme transparent.

(2) P. Falkenberg, *loc. cit.*, pl. 3, fig. 6.

Je considère le réseau comme une formation indépendante, car il existe chez l'*Acorus Calamus*, le *Ruscus aculeatus* et les Monstérinées, sur une étendue de tige souvent fort grande et dépourvue de racines.

Dans les tiges souterraines qui font l'objet de ces descriptions, le réseau radicifère se constitue toujours, à la périphérie du corps central de la tige, indépendamment de l'apparition des racines dont l'évolution est un peu plus tardive, et qui se forment en des places indéterminées sans qu'on puisse préciser encore les causes de leur apparition.

Chez toutes les Monocotylédones à tige souterraine portant des racines, celles-ci ne s'insèrent jamais directement sur les faisceaux communs, le réseau radicifère représente toujours l'intermédiaire entre les vaisseaux de la racine et ceux de la tige.

M. de Bary (1) a bien indiqué que, chez le *Carex hirta*, le faisceau de racine s'applique simplement à l'un des faisceaux périphériques du cylindre de la tige ; mais je ne puis accepter cette opinion, car l'examen de coupes transversales du rhizome de cette plante permet de constater, entre les faisceaux communs les plus extérieurs et l'endoderme lignifié, des faisceaux plus réduits, constitués par un îlot de liber et quelques vaisseaux, qui représentent le réseau sur lequel viennent s'insérer les lames vasculaires et les îlots libériens de la racine. Je n'ai pas vu ces derniers faisceaux s'appliquer directement aux faisceaux communs du rhizome.

Il est utile de signaler, à la surface d'insertion de la racine, la transformation fréquente du tissu conjonctif central en parenchyme lignifié, dont les cellules sont à parois épaissies et ponctuées, parenchyme qui englobe les faisceaux libériens et ligneux de la racine en une masse commune, au moment où ceux-ci vont se continuer dans les faisceaux du réseau. Il en est ainsi dans le *Carex hirta*, le *Ruscus aculeatus*, par exemple,

(1) De Bary, *loc. cit.*, p. 327.

et cette disposition a pu faire croire à une insertion directe du faisceau de la racine sur les faisceaux communs, car le tissu conjonctif lignifié disparaît au niveau de ceux-ci.

La nature des faisceaux du réseau radicifère est variable, et M. de Bary (1) a déjà indiqué leur structure. D'après lui, les éléments cellulaires courts dominent dans ces vaisseaux, et cette circonstance indique qu'ils se sont constitués après la différenciation des tissus et l'accroissement intercalaire. Mais le fait n'est pas absolument général, car dans l'*Hedychium*, ces éléments sont assez allongés.

D'une manière générale, on peut dire que les vaisseaux du réseau ont la même nature que ceux des faisceaux communs sur lesquels ils s'appliquent, et qui évoluent les derniers dans chacun de ces faisceaux. Ils ne sont jamais annelés ou spiralés et constituent à l'ordinaire des vaisseaux fermés.

On rencontre les vaisseaux du réseau radicifère rayés, chez l'*Hedychium coronarium*, le *Curcuma elata*, le *Zingiber officinale*, le *Musa paradisiaca*, l'*Heliconia speciosa*, l'*Asphodelus luteus*, l'*Hypoxis sobolifera*, le *Cyclanthus bipartitus*.

Ils sont ponctués et à parois épaissies chez les *Ruscus aculeatus*, *R. Hypoglossum*, *Convallaria maialis*, *Barbacenia purpurea*, *Veratrum nigrum*, *Apicra tortuosa*, *Aloe umbellata*, *Zea Mays*, *Bambusa mitis*, *Yucca gracilis*, *Iris Sibirica*, *Agave americana*, *Carex hirta*, *Limodorum abortivum*, etc.; réticulés chez l'*Æchmea fulgens*, le *Calathea rufibarbis*, le *Chamædorea fragrans*.

Ces vaisseaux s'appliquent aux faisceaux communs comme cela est indiqué (pl. 11, fig. 22), pour l'*Hedychium coronarium*, où l'on a représenté une portion du réseau radicifère obtenue par ébullition dans la potasse et par macération.

Les vaisseaux *f* représentent les terminaisons inférieures des faisceaux communs. Ils sont recouverts par le réseau radicifère *fr*, formé de vaisseaux rayés fermés, étroitement appli-

(1) De Bary, *loc. cit.*, p. 404.

qués, par groupes de deux ou trois, les uns contre les autres ; de place en place un vaisseau se détache du réseau et vient s'appliquer sur les vaisseaux longitudinaux en s'aplatissant contre ceux-ci *a*. La communication est assurée ainsi entre les racines et les faisceaux communs.

Dans la figure, on n'a pas pu représenter le tissu libérien, car il est complètement détruit et dissocié par la macération et la dissection. Mais l'observation des coupes montre que les relations entre les faisceaux libériens du réseau et ceux des faisceaux communs sont identiques à celles que nous venons de voir pour les vaisseaux ligneux.

II. — MODIFICATIONS AU TYPE DE STRUCTURE GÉNÉRAL DES TIGES SOUTERRAINES.

1. — *Localisation des racines sur l'une des faces de la tige.*

Les tiges que nous avons examinées jusqu'ici présentent des racines sur toute leur surface et le réseau est uniformément développé. Mais dans beaucoup de cas, la tige est en contact avec le sol par la face inférieure ; dans ces conditions, les racines ne se développent qu'à la face inférieure. Déjà dans l'*Acorus Calamus*, quoique le réseau existe sur toute la périphérie de la tige, les racines se développent de préférence sur la face à moitié immergée dans la vase. De place en place cependant, on voit une racine se développer à la face supérieure.

Cette tendance à la localisation des racines sur la face inférieure est complètement accusée chez un certain nombre d'Iridées dont la tige rampe presque à fleur du sol, par exemple, dans les *Iris florentina*, *I. variegata*. On observe également le même phénomène chez l'*Æchmea fulgens*, le *Calamus Draco*, le *Chamædorea fragrans*.

Chez ces plantes, le réseau radicifère n'existe qu'à la face inférieure.

M. Guillaud (1) a bien signalé et figuré des faisceaux caulinaires sur la face inférieure du rhizome d'*Iris florentina*, mais, n'ayant trouvé aucune relation nécessaire entre ces faisceaux et l'existence des racines adventives, il n'a pas rattaché la localisation de ces faisceaux à leur cause occasionnelle : le développement des racines sur la face inférieure seule du rhizome.

Examinons l'*Æchmea fulgens* dans la partie souterraine de sa tige. Une coupe transversale de celle-ci, vue à un faible grossissement, permet de distinguer le corps central de l'écorce. Cette dernière est plus épaisse à la face inférieure qu'à la face supérieure, de sorte que le cylindre central est excentrique par rapport à l'axe de la tige. Le contour du cylindre central est nettement indiqué, à la face inférieure, par l'existence d'un nombre considérable de faisceaux qui courent horizontalement, faisceaux qui représentent le réseau sur lequel viennent s'insérer les nombreuses racines adventives que la tige développe dans cette région.

Sur la face supérieure, la limite du cylindre central et de l'écorce est indiquée seulement par l'agencement régulier des cellules corticales internes, en trois ou quatre assises superposées, qui viennent se placer contre la courbe joignant les faisceaux communs les plus externes. Il n'existe pas, sur cette face, de réseau, et les cellules de l'assise corticale interne ne prennent pas les caractères ordinaires de l'endoderme.

Les figures 33 et 34 de la planche 12 représentent des coupes pratiquées à la limite du cylindre central et de l'écorce, l'une à la face supérieure, l'autre à la face inférieure, et montrent que cette limite, nette dans les deux cas, est marquée d'une façon différente.

A la face supérieure, on reconnaît, en dehors des faisceaux communs les plus extérieurs *f*, quelques assises de cellules plus petites que celles qui composent le parenchyme de l'écorce ou du corps central. Ces cellules, où se voient encore çà

(1) *Loc. cit.*, p. 29 et fig. 4, 6, pl. 1.

et là des cloisons tangentielles, derniers restes de l'activité du méristème primitif, se distinguent encore par l'absence de grains d'amidon ou parce qu'elles renferment des grains d'amidon très petits, tandis que les cellules de l'écorce et du corps central renferment des grains d'amidon volumineux. La structure de ces grains est intéressante ; ils ont la forme ovoïde, mais l'une des extrémités de l'œuf présente une petite dépression dans laquelle se loge une petite masse protoplasmique sphérique, représentant sans doute le leucite qui forme l'amidon. Tous ces grains sont pourvus de leur masse protoplasmique, ainsi qu'on peut le reconnaître en colorant les coupes par l'hématoxyline.

En examinant la face inférieure de la tige (fig. 33, pl. 12), on reconnaît, en dehors des faisceaux communs les plus extérieurs, une couche épaisse de faisceaux obliques ou horizontaux formés, après la constitution des faisceaux communs, par l'activité de la couche dictyogène. Ceux de ces faisceaux qui sont coupés en section droite, sont constitués par quelques vaisseaux à parois lignifiées, en avant desquels se trouve un amas de tissu libérien. Les faisceaux coupés obliquement montrent la structure de leurs vaisseaux, qui sont fermés et dont les parois sont rayées.

C'est exclusivement sur le réseau formé par ces faisceaux que s'insèrent les lames vasculaires et les îlots libériens des racines si nombreuses que développe la tige dans cette partie.

L'endoderme qui revêt les racines jusqu'à leur base, ne se continue pas très loin, il se dissocie généralement, mais en suivant les files cellulaires, on peut le reconstituer sur la face inférieure et fixer ainsi la limite interne de l'écorce. M. Falkenberg a décrit la course étendue des faisceaux de la racine chez le *Nidularium rigidum* et l'*Æchmea fulgens* (1).

(1) P. Falkenberg, *loc. cit.*, p. 70 et 73, fig. 5, pl. 1.

2. — *Localisation des racines aux nœuds.*

Un certain nombre de tiges souterraines développent les racines adventives en des places déterminées, généralement aux nœuds, et tantôt uniformément tout autour du nœud (*Convallaria maialis*, *Calla palustris*, *Tradescantia virginica*, etc.), tantôt sur l'un des côtés seulement, là où se développent les bourgeons axillaires (*Eleocharis palustris*).

Prenons comme exemple parmi les plantes qui offrent cette disposition le *Convallaria maialis*.

La tige de cette plante, entièrement souterraine, se divise beaucoup. Elle forme un lacs de ramifications grêles pour la plupart et portant des racines aux nœuds seulement.

Examinée au printemps, elle offre deux sortes de bourgeons. Les uns, grêles et allongés, orientés horizontalement, représentent des bourgeons souterrains destinés à former de nouvelles ramifications à l'appareil végétatif: ces bourgeons ne portent que des écailles et les nœuds y sont assez espacés. D'autres bourgeons, ovoïdes, beaucoup plus gros que les précédents, sont affectés d'un fort géotropisme négatif et tendent à s'épanouir dans l'air. Ils représentent des bourgeons aériens destinés à développer et à supporter les feuilles vertes et les fleurs.

Une coupe longitudinale de ces derniers montre en effet l'inflorescence déjà constituée, et les feuilles qui doivent s'épanouir un peu avant elle; ces organes sont enveloppés et protégés par des écailles nombreuses très rapprochées les unes des autres.

Examinons la structure du rhizome. En pratiquant une coupe transversale dans un entre-nœud, on distingue le corps central entouré d'une écorce très épaisse revêtue par l'épiderme. Le corps central renferme seul les faisceaux au nombre de quatorze à seize. La plupart, rassemblés à la périphérie, sont des faisceaux collatéraux, quelques-uns seulement, situés au centre, représentent des faisceaux concentriques.

L'endoderme qui revêt le corps central est constitué par

une assise régulière, ininterrompue, de cellules fortement épaissies, et prenant la forme en V sur la coupe transversale. Quelquefois les cellules de cette gaine sont doubles.

Entre l'endoderme et les faisceaux communs, il existe une assise de cellules à parois minces (rarement deux assises), qui représente l'assise périphérique du cylindre central. Cette assise n'a subi dans les entre-nœuds aucune modification, puisqu'il ne se développe dans ces régions aucune racine.

Les coupes du rhizome, pratiquées à l'endroit d'un nœud, offrent à l'observation les mêmes régions que précédemment, mais, entre les faisceaux communs et l'endoderme, qui possède les mêmes caractères, on constate la présence d'un grand nombre de faisceaux horizontaux ou obliques qui s'anastomosent entre eux et forment une ceinture de faisceaux occupant toute l'épaisseur du nœud. C'est sur ces faisceaux que s'insèrent les nombreuses racines adventives qui se développent dans cette région.

Ces faisceaux sont constitués par des cellules vasculaires ponctuées, en dehors desquelles se trouvent quelques cellules libériennes; ces dernières sont immédiatement recouvertes par l'endoderme.

M. Guillaud, qui a donné une description de cette plante (1), considère l'endoderme, les faisceaux anastomosés des nœuds, et l'assise périphérique des entre-nœuds (méristémiforme de l'auteur), comme les produits issus de l'activité du périméristème, produits qui constituent la zone intermédiaire.

Mais l'étude du développement vient contredire ses conclusions, appuyées sur des documents incomplets.

Une coupe longitudinale (fig. 35, pl 12) d'un bourgeon souterrain nous offre tous les documents relatifs au développement des tissus. Le point végétatif même est constitué par l'épiderme, différencié toujours du reste des tissus, comme nous l'avons déjà vu chez l'*Iris sibirica*, le *Curcuma elata*, etc. Au-dessous de l'épiderme, se trouve une assise de cellules

(1) A. Guillaud, *loc. cit.*, p. 51-55 et 121, pl. 2, fig. 6.

qui double celui-ci, puis enfin un massif central, formé de files rayonnant du sommet vers la base de l'axe. Il y a donc ici au moins trois cellules mères des tissus de la tige.

Sur les côtés du mamelon formé par le cloisonnement continu des cellules mères, l'apparition des feuilles vient troubler l'agencement des cellules. Ces ébauches des feuilles sont déjà, comme à l'ordinaire, reconnaissables par la direction du cloisonnement interne en b_1 , avant d'être reconnaissables au dehors sous la forme de bourrelets en b_2 .

C'est au-dessous de la région où les feuilles sont constituées à l'état de bourrelets saillants, que le méristème primitif se différencie en cordons de procambium et en parenchyme. La transformation de ce méristème en tissus durables commence à la fois sous l'épiderme, dans la région corticale, et au centre même de la tige, pour envahir progressivement la section de celle-ci, excepté une zone séparant l'écorce du corps central. Cette zone, formée de plusieurs assises, où le cloisonnement s'effectue surtout en direction tangentielle, se distingue à ce moment des autres régions de la tige par sa transparence.

Elle n'est pas, comme M. Guillaud l'affirme, un tissu générateur nouveau, elle représente le dernier vestige du méristème primitif, car en examinant des régions de plus en plus jeunes de la tige, on passe graduellement, et par transitions insensibles, de cette zone jusqu'au méristème primitif, qui constitue seul le sommet de l'organe.

A ce moment, la constitution définitive s'opère d'une manière différente dans les entre-nœuds ou les nœuds.

Examinons d'abord les entre-nœuds (fig. 36 et 38, pl. 12), où l'on ne voit apparaître aucune formation nouvelle. Tandis que les faisceaux libéroligneux communs achèvent de se constituer, les cellules de la zone du méristème primitif, qui séparent à ce moment l'écorce du corps central, se divisent activement par des cloisons tangentielles dans la région qui confine à l'écorce et qui continue cette région, mais il reste ordinairement une assise extérieure aux faisceaux communs périphériques qui ne prend pas part au cloisonnement.

Cette assise représente l'assise périphérique du cylindre central, et les couches situées en dehors d'elle, où le cloisonnement est actif, représentent les couches internes de l'écorce.

Bientôt les plissements caractéristiques de l'endoderme, apparaissent sur l'assise la plus interne de ces couches; l'apparition de ces plissements coïncide avec la cessation du cloisonnement: l'entre-nœud est constitué définitivement.

Quelques changements peu importants viendront avec l'âge modifier cette structure, notamment l'épaississement des cellules de l'endoderme, qui prendront sur la section transversale la forme en V caractéristique.

Les cellules de l'endoderme, qu'elles possèdent des plissements ou que leurs parois soient épaissies, sont toujours en superposition radiale avec les cellules du parenchyme cortical, et alternent avec celles de l'assise périphérique intercalée entre lui et les faisceaux communs.

Ainsi, dans les entre-nœuds, le méristème primitif se transforme rapidement en tissus durables, et le dernier signe de son activité est un cloisonnement dans les cellules corticales internes, cloisonnement qui précède l'apparition de l'endoderme.

Dans les nœuds, l'évolution définitive des tissus est compliquée par l'apparition des racines adventives (fig. 37, pl. 12). Là, tandis que les assises corticales internes achèvent de se constituer par un cloisonnement en direction tangentielle, dans la zone annulaire de méristème primitif, des divisions actives apparaissent, immédiatement en dehors des faisceaux communs, dans l'assise périphérique du cylindre central, et constituent le méristème spécial (couche dictyogène), qui préside à la formation des racines et du système conducteur qui les unit à la tige. Bientôt dans le tissu homogène ainsi constitué, s'organisent à l'état procambial les faisceaux du réseau, et l'on voit apparaître de nombreux mamelons cellulaires qui représentent les ébauches des jeunes racines. Mais dans ces régions, la faculté de division est longtemps conservée, et, en examinant plusieurs nœuds déjà éloignés du sommet, on trouve la couche dictyo-

gène encore en voie de prolifération. C'est seulement quand les racines sont constituées sous l'écorce avec toutes leurs régions de tissus, coiffe, écorce, cylindre central, que l'endoderme apparaît, et que les parois des vaisseaux du réseau se lignifient.

L'examen des ébauches de racine vient confirmer ce que nous avons déjà trouvé pour le *Ruscus* et le *Sisyrinchium* : à savoir, que la coiffe de la jeune racine est constituée aux dépens des assises corticales internes, tandis que l'écorce et le cylindre central se constituent aux dépens du méristème issu de l'assise génératrice périphérique.

La figure 37 de la planche 12 offre l'ébauche d'une racine dans un nœud : on y distingue la coiffe et le corps de la racine où la région corticale et la région centrale ne sont pas encore distinctes.

Quant au réseau radicifère, il forme, quand il est définitivement constitué, un anneau peu épais, occupant la circonférence du corps central au nœud, un peu au-dessous de la surface d'insertion des feuilles.

Dans les rameaux souterrains à entre-nœuds assez longs, le réseau des nœuds est très réduit, mais à la base des pousses aériennes, les entre-nœuds sont très courts et les racines s'y développent en grand nombre ; aussi le réseau radicifère est-il étendu sur toute la base de ces pousses à l'insertion des feuilles vertes, sur une longueur de un à deux centimètres.

Telle est la structure des rhizomes de *Convallaria*, et le développement de cette structure dans les nœuds et les entre-nœuds.

M. Guillaud (1) décrit d'une manière différente l'état des tissus au sommet. Après avoir constaté que le méristème primitif « très restreint et limité à une toute petite portion finale, passe très rapidement au tissu fondamental, cortical et médullaire », il examine des coupes transversales sans indiquer leur niveau.

(1) *Loc. cit.*, p. 121.

Dans les unes, les faisceaux sont complètement isolés les uns des autres par des bandes de tissu fondamental nettement différencié, qui font communiquer l'écorce et la moelle. A ce moment donc, il n'existe plus, pour l'auteur, « de méristème primitif, et le périméristème n'est pas encore formé ». Quelques coupes plus bas, « le nombre des faisceaux n'a pas beaucoup augmenté, mais ceux du cercle extérieur commencent à se réunir les uns aux autres, par du parenchyme fondamental interposé sous forme de méristème ». Ces coupes présenteraient la naissance du périméristème.

Il est regrettable que M. Guillaud se soit abstenu de donner des documents appuyant ses descriptions parfois confuses. On peut voir en comparant sa description à celle que j'ai donnée, qu'il a oublié de distinguer ici deux sortes de coupes : celles qui passent par les nœuds, et celles des entre-nœuds. L'oubli de cette distinction lui fait décrire un état de tissus qui n'existe pas. En effet, les premières coupes, celles des nœuds, correspondraient à la description que l'auteur donne pour « l'apparition du périméristème » ; les dernières, passant par les entre-nœuds, répondraient à des régions où ce méristème ne serait pas encore formé. Un peu d'attention aurait permis à l'auteur de constater qu'au niveau de ces dernières, le « périméristème » ne se forme jamais.

Le développement des tissus dans le rhizome de *Tradescantia virginica*, offre beaucoup d'analogies avec ce qu'on observe chez le *Convallaria maialis*.

Mais il existe une différence dans la multiplication assez importante des couches corticales internes, pendant la transformation dernière du méristème primitif, et avant l'apparition de l'endoderme, qui, dans ce rhizome, au lieu d'être continu comme dans le *Convallaria*, est interrompu dans l'intervalle des faisceaux (fig. 39, pl. 12). Il est vrai que M. Guillaud en figurant (1) cette espèce, invoque précisément l'existence d'un cloisonnement en dehors de l'endoderme, pour

(1) *Loc. cit.*, fig. 5, pl. 3.

affirmer (1) qu'il « existe des cas péremptoirs où la gaine fasciculaire n'a pas pu se développer, comme on le voudrait, dans le parenchyme fondamental cortical, mais bien dans le périméristème : c'est lorsqu'elle se trouve enveloppée dans du méristémiforme. Dans tous les cas où il y a, en dehors de la gaine, des éléments épaissis de pseudo-liber, il en est encore ainsi ».

Si M. Guillaud veut dire que la gaine fasciculaire se forme plus tardivement que le parenchyme cortical interne, il a raison, et l'on ne saurait trop le louer d'avoir mis en évidence le développement tardif des tissus de la tige qui séparent l'écorce du corps central.

Mais pour imposer sa manière de voir, c'est-à-dire l'existence du périméristème et des tissus qui en naissent, et affirmer leur indépendance vis-à-vis de l'écorce et du corps central, M. Guillaud aurait dû nous donner une définition précise de l'écorce primaire, du corps central, de leur loi de développement, et préciser enfin la limite des trois régions : *ecorce, zone intermédiaire, région centrale*.

M. Guillaud ne nous a pas renseignés à cet égard, et nous voyons le périméristème, qui devait être nettement marqué aussi bien par les circonstances de son apparition que par les produits de son activité, présenter les caractères les plus incertains.

Ainsi (2) « dans le *Polygonatum vulgare*, le périméristème se développe peu et seulement à certaines places, toujours au niveau des faisceaux et spécialement vis-à-vis des nœuds où se trouvent les anastomoses fasciculaires.

» Certains bourgeons n'ont même pas du tout de périméristème. Dans l'*Acorus Calamus*, le périméristème, bien qu'en connexion avec le méristème primitif persistant entre les faisceaux, n'acquiert une grande activité que bien au-dessous, ce qui lui donne ici tout à fait l'apparence d'une formation indépendante.

(1) *Loc. cit.*, p. 139 et 141.

(2) *Loc. cit.*, p. 118.

» En résumé (1), le propériméristème de toutes les Monocotylédones est un anneau plus ou moins épais de méristème secondaire qui se place entre les régions corticale et centrale, et qui plus tard, grâce à ses produits, leur sert de limite. Parfois, il ne constitue que la moitié longitudinale d'un cylindre creux, comme dans l'*Iris florentina* et certaines Aroïdées ; parfois encore les limites interne et externe sont assez irrégulières, soit par suite du développement même, soit par suite de retours localisés et précoces au tissu fondamental (*Paris quadrifolia*, *Tradescantia*) ».

Ces citations suffisent pour montrer que le périméristème de l'auteur n'est pas une région définie par sa nature, ni par les circonstances de son apparition.

Elles montrent en même temps, fait qui a complètement échappé à M. Guillaud, une connexion importante entre ce tissu générateur dans les rhizomes, et le développement des racines, car ce méristème n'est bien développé, d'après les citations de l'auteur lui-même, qu'aux régions où se formeront ces organes.

Pour terminer ces observations sur le périméristème, je me borne à faire remarquer que si l'auteur a eu quelque raison d'affirmer l'existence, dans la plupart des rhizomes, d'un tissu générateur particulier dont il n'a pas toujours compris le rôle, il est impossible d'admettre l'existence de ce tissu dans les tiges qui ne développent jamais de racines, comme les tiges aériennes des *Ruscus* par exemple.

3. — Localisation des racines à la base de la tige souterraine.

Il existe un grand nombre de tiges souterraines, très courtes, parce que chaque pousse annuelle se flétrit et disparaît souvent l'année qui suit celle de son développement ; les *Sisyrinchium* nous offrent un exemple de ces plantes.

Les racines sont alors développées à partir de la portion flétrie sur toute l'étendue de la tige.

(1) *Loc. cit.*, p. 125.

Chez un certain nombre de ces plantes, il y a une tendance à la localisation des racines à la base de la tige; ainsi dans l'*Antholyza*, les racines occupent la moitié ou le tiers de la hauteur de la pousse annuelle, et chez les *Crocus*, *Gladiolus*, la localisation est complète (*Anomatheca*, *Tigridia*, *Crocospia*, *Tritonia*); en même temps, chez ces plantes, la tige s'épaissit beaucoup.

Enfin les plantes qui sont entièrement souterraines, notamment les bulbes écailleux et les oignons, offrent les racines à la base du plateau, c'est-à-dire dans la région de tige la plus large : *Iris* *Xiphium*, *Colchicum*, *Lilium*, *Allium* *Cepa*.

Examinons l'*Antholyza aethiopica* sur une coupe longitudinale passant par l'axe de la tige, considérée au moment où la reprise de végétation a lieu (fig. 41, pl. 13).

Le corps de la plante est constitué par une sorte de disque très aplati, formé entièrement par la tige devenue charnue.

C'est surtout l'écorce qui prend part à sa formation, par son développement considérable, car le corps central est assez réduit et affecte une forme conique. Les bases des feuilles, très minces, entourent ce bulbe comme autant de tuniques (dix environ, car la tige est constituée par une dizaine d'entrenœuds).

C'est aux dépens de la réserve alimentaire accumulée dans cette tige, que se constitue la pousse annuelle qui doit la remplacer, et dont toutes les feuilles sont déjà épanouies dans l'air. A l'aisselle de toutes les tuniques écailleuses de la tige âgée, se trouve un bourgeon. Chacun d'eux s'isole à la fin de l'année et forme un caïeu.

Le corps central, très étroit lorsque l'on compare ses dimensions au diamètre total de la tige, est trois ou quatre fois plus large à la base qu'au sommet. Au sommet, il ne renferme que les faisceaux des traces foliaires, parallèles entre eux, et qui n'éprouvent qu'une faible flexion dans l'intérieur du corps central; à la base, ce dernier s'élargit et les faisceaux communs se recourbent assez fortement; en outre, les terminaisons

de ces faisceaux communs sont revêtues extérieurement par un réseau de faisceaux très serrés les uns contre les autres, sur lesquels s'insèrent les racines adventives, et qui n'occupe ici que le tiers environ de la hauteur de la tige. Si l'on remarque que les faisceaux des feuilles supérieures descendent presque jusqu'à la base, et viennent s'appliquer aux faisceaux qui se trouvent à l'insertion des racines, on constate que la diffusion des matières puisées par les racines, dans toute la plante, est assurée malgré l'exiguïté du réseau radicifère.

Comme les racines sont très serrées les unes contre les autres, le réseau qui les unit à la tige est formé de plusieurs plans : les plans profonds sont en relation avec les racines les plus âgées, les plans superficiels en relation avec les racines les plus jeunes.

Dans la jeune pousse en voie de formation, le réseau des racines adventives est en train de se constituer en X (fig. 41) et l'évolution des tissus a lieu de la manière suivante : Quand le corps central et l'écorce sont différenciés dans la tige au sommet, après la constitution des bourrelets foliaires, il persiste, entre les deux régions, une zone annulaire de méristème primitif, dont les cellules conservent la faculté de se diviser pendant longtemps. Bientôt, par le cloisonnement répété des cellules de cette zone dans la région qui confine à l'écorce, cette dernière partie de la tige s'accroît beaucoup et peut acquérir ainsi l'épaisseur considérable qu'elle offre à l'état adulte. Grâce à ce mode d'accroissement par le cloisonnement des cellules corticales internes, le tissu ainsi formé est constitué par des assises qui rayonnent régulièrement de l'axe vers la périphérie; nous trouvons donc, chez l'*Antholyza*, une exagération de la multiplication des cellules corticales déjà signalée chez le *Musa paradisiaca* et l'*Asphodelus luteus*.

C'est seulement à la base de la tige, et pendant que s'achève la multiplication des cellules corticales, que l'assise ou les assises cellulaires, qui confinent aux faisceaux communs les plus extérieurs, se cloisonnent à leur tour pour former un méristème au sein duquel on voit apparaître des cordons de procambium

représentant l'ébauche des faisceaux du réseau radicifère (fig. 42, pl. 13). En même temps les racines adventives se constituent. C'est lorsque ces racines s'accroissent dans l'écorce pour gagner l'extérieur, que les faisceaux du réseau se lignifient. La lignification suit ainsi l'ordre du développement, c'est-à-dire commence aux points où ces faisceaux touchent les traces foliaires, pour gagner la base des racines. Le terme de l'activité formatrice est indiqué par l'apparition d'un endoderme à cellules irrégulières.

Ces tiges d'*Antholyza aethiopica* offrent à l'observation non seulement le développement du bourgeon terminal, le mécanisme de l'accroissement de l'écorce et de la formation des racines, mais encore le développement des bourgeons axillaires.

Chacun de ceux-ci reçoit un système de faisceaux *a* qui, pendant leur course à travers l'écorce, sont appliqués à la face dorsale du faisceau médian *f* de la feuille axillante. Or, les racines destinées à nourrir ces bourgeons se développent au milieu de l'écorce sur le cordon vasculaire qui les unit à la tige principale, et la coupe représentée offre un certain nombre de ces racines *r* développées ou en voie de développement (1).

(1) On me permettra de signaler en passant une disposition intéressante des faisceaux libéroligneux dans l'*Antholyza aethiopica*, disposition que j'ai retrouvée chez d'autres Iridées (*Anomatheca*).

Les feuilles reçoivent un nombre impair de faisceaux libéroligneux, cinq, sept ou davantage. De ces faisceaux, le médian est le plus grêle; les plus développés sont situés sur les deux faces de la gaine foliaire, dans un plan perpendiculaire au plan principal des feuilles. Tous ces faisceaux décrivent dans le corps central la double courbure caractéristique, observée chez un grand nombre de Monocotylédones. Mais, tandis que le faisceau médian demeure simple, tous les autres se bifurquent dans le corps central à l'endroit le plus voisin de l'axe, et ce sont les branches de la fourche ainsi formée qui reviennent à la périphérie se mettre en connexion avec le réseau radicifère. Par suite, quand on pratique des coupes longitudinales de la tige, parallèlement au plan principal des feuilles, comme l'est celle qui est représentée planche 13, figure 41, on coupe les faisceaux communs à l'endroit où la fourche se trouve, et toute la région centrale est occupée par les fourches successives des entre-nœuds, qui se superposent comme une série d'accents circonflexes.

Les tiges épaissies de *Crocus* et de *Gladiolus*, désignées sous le nom de bulbes solides, offrent, comme l'*Antholyza*, les racines insérées à la base; mais la localisation est encore plus grande, car ces organes sont insérés en grand nombre sur un anneau de faible hauteur occupant la base même, au lieu d'être réparties à différentes hauteurs.

Le réseau radicifère forme alors à cet endroit un anneau puissant entourant les faisceaux du bulbe, tandis que les terminaisons inférieures de ceux-ci s'appliquent à la face interne du réseau. Dans cette région, le corps central s'élargit beaucoup, comme on peut le voir chez l'*Anomatheca juncea*, dont j'ai représenté la coupe longitudinale (fig. 43, pl. 13). A partir de cette région, le corps central se rétrécit considérablement et parcourt, en conservant le même diamètre, toute la hauteur du bulbe.

On peut voir dans la figure 44, planche 13, représentant la section du bulbe de *Gladiolus communis*, que le corps central est enveloppé d'un endoderme pourvu des plissements caractéristiques. Cet endoderme est interrompu de place en place pour la sortie des faisceaux grêles disséminés dans le bulbe. Les faisceaux libéroligneux sont parallèles entre eux, et s'étendent depuis la base du bulbe jusqu'au bourgeon terminal.

Ces indications sommaires montrent qu'il existe d'assez grandes différences de structure chez l'*Antholyza* et le *Crocus*, non seulement dans la localisation plus grande des racines, mais dans la constitution du corps central qui ne prend aucune part à la tubérisation.

Dans les bulbes écailleux, la tige très courte, de forme conique, est entièrement couverte par les bases des feuilles élargies et charnues. La partie la plus inférieure de cette tige constitue le plateau, et c'est sur la circonférence de cette région que s'insèrent les nombreuses racines adventives, qui forment une couronne tout autour de la base du bulbe et rappellent ainsi la disposition signalée plus haut chez le *Gladiolus* et le *Crocus*.

Le développement de ces racines est très tardif, plus encore que dans l'*Antholyza*. Prenons comme exemple un bulbe d'*Iris Xiphium*, où les racines commencent à se développer au mois de mars. Si à ce moment on fait des coupes transversales dans la région où naissent les racines, on constate (fig. 45, pl. 13) l'existence, entre l'écorce et la région centrale, de plusieurs assises de cellules. Ces assises cellulaires se distinguent des tissus voisins par l'absence de grains d'amidon et l'absence d'air dans les méats, de sorte qu'elles tranchent, par leur transparence, sur l'opacité des tissus qui les limitent en dehors et en dedans.

Si l'on examine la région occupée par ces assises cellulaires, on voit que les cellules qui la composent se cloisonnent en direction tangentielle; mais parmi ces assises cellulaires, les plus externes *ec* contribuent purement et simplement à l'accroissement de l'écorce, tandis que les faisceaux destinés aux racines se développent dans la région interne en *n*. Ces faisceaux sont très nombreux et forment un anneau puissant d'où se détachent sur le côté externe les racines adventives. Comme à l'ordinaire, quand l'évolution des racines est presque achevée, l'endoderme apparaît.

Le développement des racines dans les bulbes d'*Allium*, de *Lilium*, offre des dispositions analogues.

4° — *Simplifications apportées au type de structure général.*

Les tiges souterraines que nous avons vues jusqu'ici, soit qu'elles développent leurs racines sur toute leur surface, ou que ces organes se localisent en certaines parties, nous ont toujours offert un réseau particulier servant d'intermédiaire entre les racines et la tige, réseau qui occupe la région superficielle du corps central de celle-ci.

En outre, l'assise corticale interne est toujours modifiée spécialement et constitue, avec les faisceaux du réseau radicifère, la limite entre l'écorce et le corps central.

Les tiges souterraines n'offrent pas toutes les mêmes compli-

cations, et nous avons à examiner les simplifications qu'on observe dans quelques groupes en en cherchant, s'il est possible, l'explication au point de vue morphologique ou physiologique.

a. *Endoderme*.

L'endoderme est l'assise corticale interne dont les cellules se reconnaissent, soit à l'existence de plissements latéraux, soit à la lignification considérable de cinq de leurs parois, lignification succédant toujours à l'apparition des plissements latéraux. Cet endoderme est tantôt très régulier tout autour du corps central (*Convallaria maialis*, *Hedychium coronarium*, *Iris sibirica*, *Juncus maritimus*, *Veratrum nigrum*, *Epipactis palustris*).

Il est formé d'une seule assise, quand il conserve indéfiniment ses plissements latéraux; mais lorsque ses cellules s'épaississent, il arrive fréquemment que quelques-unes des cellules qui le limitent en dedans lignifient aussi leurs parois (*Marica Northiana*, *Convallaria maialis*).

Ordinairement continu (*Marica*, *Ruscus*, *Convallaria*, etc.), l'endoderme peut être fractionné en plusieurs parties (*Luzula*, *Juncus*, *Tradescantia*, *Acorus*, etc.). Mais cette dissociation n'est pas due, comme M. Guillaud l'affirme, à l'individualisation des gaines fasciculaires propres à chaque faisceau, elle est causée par la sortie des faisceaux se rendant aux feuilles, et les ponts de tissu conjonctif qui joignent la moelle à l'écorce en traversant la gaine, n'ont pas d'autre origine.

Ces ruptures sont peu fréquentes (*Acorus*) ou nombreuses (*Juncus*, *Luzula*), suivant que les faisceaux qui s'échappent d'une même section de la tige sont peu ou très nombreux.

Dans quelques cas, l'endoderme est constitué par plusieurs assises (*Alstræmeria Ligtu*) à parois uniformément lignifiées, et ne présente plus alors cette régularité caractéristique. Les cellules qui le composent appartiennent à la région corticale, le corps central ne prenant aucune part à cette formation.

Enfin il existe un certain nombre de tiges souterraines où

l'endoderme ne se constitue pas avec ses caractères normaux : plissements caractéristiques, lignification en forme de V des cellules.

J'ai représenté comme exemples de cette disposition le *Dioscorea Batatas* (fig. 46, pl. 13) et le *Polygonatum vulgare*. Le premier exemple montre une partie de l'écorce et du corps central dans la région souterraine de la tige. Les cellules étant remplies d'amidon, on traite les coupes par la potasse et par l'eau pour les éclaircir.

L'écorce, très mince relativement à l'étendue du corps central, est revêtue extérieurement par une couche de liège assez épaisse. Les cellules qui la composent sont polyédriques et irrégulières dans sa plus grande étendue, mais, au voisinage du corps central, ces cellules deviennent régulières et se disposent suivant une ou deux séries concentriques immédiatement appliquées contre l'assise périphérique du corps central. Le réseau est ici peu développé, en raison de l'exiguïté des racines adventives que la tige laisse échapper; on voit cependant en *fr* un des faisceaux de ce réseau coupé obliquement.

Le *Polygonatum vulgare* (fig. 28, pl. 11) offre une écorce étroite formée de parenchyme présentant çà et là de larges lacunes. A la périphérie du corps central, les faisceaux du réseau *fr*, coupés obliquement, sont revêtus du côté externe par une ou deux assises cellulaires plus régulières qui appartiennent à l'écorce.

On observe des dispositions analogues chez les *Polygonatum multiflorum*, *Butomus umbellatus*, *Alisma Plantago*, *Calla palustris*, *Arum maculatum* et *italicum*.

Néanmoins, on peut toujours reconnaître la séparation des cellules de l'écorce de celles du corps central, à un agencement particulier des cellules corticales internes ou à une différence des dimensions (*Polygonatum*, *Æchmea*, etc.).

J'ajouterai quelques mots au sujet de l'origine de l'endoderme.

MM. Link (1) et Caspary (2), qui ont étudié cette assise, la rattachent à l'écorce dont elle constitue l'assise interne. M. Caspary l'appelle *Schutzscheide*, c'est-à-dire gaine protectrice.

Mais il n'a pas insisté sur la différence qui existe entre l'assise limitante caractéristique des Hydrillées et de la plupart des tiges souterraines, et l'anneau de cellules prosenchymateuses épaissies qu'on rencontre si fréquemment dans les tiges aériennes des Monocotylédones, et qui sépare la région corticale de la région centrale.

Aussi M. Sanio (3) combat-il les idées émises par M. Caspary.

Il trouve chez les Dicotylédones et chez beaucoup de Monocotylédones, notamment chez les *Ruscus*, *Iris*, une gaine de cellules lignifiées qu'il appelle *Aussenscheide*, « laquelle naît de la partie la plus externe de l'anneau d'accroissement après que celui-ci a formé les faisceaux fibro-vasculaires ».

Après avoir indiqué les raisons pour lesquelles il rejette le nom d'anneau d'épaississement lignifié (*Verholzter Verdickungsring*) qu'il avait employé antérieurement pour désigner la gaine externe, M. Sanio, tout en reconnaissant la justesse des observations de M. Caspary sur l'origine de la gaine protectrice chez les Hydrillées, ajoute « qu'il doit rapporter la gaine de la tige des Monocotylédones au système fibro-vasculaire, parce que c'est dans cette gaine que naissent et se trouvent les faisceaux les plus extérieurs ».

M. Sanio a eu, dans sa description, surtout en vue les tiges aériennes des Monocotylédones, comme le montrent les plantes qu'il a citées (*Ruscus*, *Iris*). S'il avait examiné, en effet, la tige souterraine de ces mêmes plantes, il y aurait trouvé, non plus la gaine prosenchymateuse externe, mais une gaine protectrice, l'endoderme, qui par ses caractères et sa situation est absolument identique à la gaine protectrice de M. Caspary.

(1) Link, *Vorlesungen über die Kräuterkunde*, Bd I, p. 258.

(2) Caspary, *Pringsheim's Jahrb.* I, p. 444.

(3) Sanio, *Ueber endogene Gefässbündelbildung* (*Bot. Zeit.*, 1864, p. 222).

MM. Sanio et Caspary ont donc raison l'un et l'autre, et l'apparente contradiction qui existe entre leurs résultats vient de ce qu'ils ont décrit des tiges non comparables entre elles, c'est-à-dire des tiges à racines et des tiges sans racines.

C'est M. Falkenberg qui, le premier, a fait connaître la cause de cette confusion, en distinguant deux sortes de gaines, différentes par leur origine et leur structure : la gaine corticale (*Rindenscheide*), analogue à la gaine protectrice de M. Caspary, et la gaine externe (*Aussenscheide*), analogue à la formation qui a reçu le même nom dans l'ouvrage de M. Sanio.

Il est vrai que la seule raison invoquée par M. Falkenberg pour affirmer l'origine de la gaine corticale, est la continuation de cette assise particulière, dans les rhizomes, avec l'endoderme des racines adventives. Mais M. Guillaud a remis tout en question en affirmant que cette gaine, qu'il appelle gaine fasciculaire « dépend des faisceaux et n'a rien à voir avec l'écorce ». Le raisonnement de l'auteur peut être résumé ainsi : la gaine fasciculaire naît dans le périméristème, or le périméristème est l'effet, la suite du groupement des faisceaux, donc la gaine fasciculaire dépend des faisceaux. Il ne manque à ce raisonnement que la consécration des faits. M. Guillaud ajoute encore pour confirmer sa manière de voir : « Sans faisceaux, pas de gaine, ni spéciale, ni commune ! »

En présence de ces contradictions, je crois nécessaire d'indiquer les raisons qui me portent à accepter l'opinion de M. Falkenberg.

L'endoderme (*Rindenscheide*) est une formation corticale :

1° Parce que ses cellules sont, à l'origine au moins, en superposition radiale avec les assises corticales internes, et alternent *toujours* avec celles de l'assise périphérique du corps central.

2° L'endoderme de la tige est toujours la continuation de l'endoderme de la racine primaire, dans les plantules de germination.

3° L'endoderme revêt toujours la gaine prosenchymateuse externe, dans les régions qui séparent les tiges aériennes des rhizomes (*Ruscus*).

4° L'endoderme se développe comme l'écorce en direction centripète, tandis que le corps central et les faisceaux du réseau radicifère se développent en direction centrifuge.

b. Réseau radicifère.

Cette formation, particulière aux tiges qui développent des racines adventives, et qui prend naissance dans un méristème issu de l'assise périphérique, jouant le rôle d'assise génératrice, offre des dispositions très variables.

Laissant de côté la structure des éléments qui constituent le réseau dont j'ai parlé plus haut, je ne m'occuperai que de son étendue. Ordinairement le réseau existe sur la tige dans toute sa longueur, et acquiert une importance assez grande comme formation spéciale, soit qu'il entoure complètement la tige (*Acorus*, *Ruscus*, *Hedychium*, *Musa*, etc.), soit qu'il n'existe qu'à la partie inférieure (*Iris*, *Æchmea*). Chez le *Polygonatum*, le réseau existe sur toute l'étendue de la tige, mais tandis qu'il est très développé à la base des pousses aériennes sur la portion de rhizome qui supporte la tige aérienne, il est plus lâche sur les autres régions; aussi les racines sont-elles nombreuses à la région inférieure des tiges aériennes.

Lorsque le cylindre central de la racine est très réduit, et que ces organes sont en très petit nombre, le réseau radicifère est peu développé, et par suite la couche dictyogène n'acquiert pas beaucoup d'importance; c'est ce que l'on observe chez le *Dioscorea*, *Batatas*, le *Paris quadrifolia*, l'*Epipactis palustris*, etc.

Les plantes aquatiques, que j'ai réunies aux plantes dont la tige est souterraine, sont celles où l'on observe les plus grandes simplifications.

On doit d'abord distinguer les plantes dont la tige est flottante, de celles dont la tige est enfoncée plus ou moins dans la vase ou le sable. Ces dernières offrent en effet la même structure que les tiges souterraines. Je me bornerai à citer l'*Acorus Calamus*, l'*Iris pseudo-Acorus*, les *Triglochin maritimum* et *palustre*, que j'aurais pu prendre pour types dans la description générale. Cependant le *Typha angustifolia*, le

Butomus umbellatus, ne présentent pas un réseau radicifère développé, à cause de l'exiguité des racines adventives que les rhizomes de ces plantes portent. J'ai figuré une partie de la section de la tige renflée en bulbe d'*Aponogeton distachyum* (fig. 49, pl. 13), après avoir enlevé l'amidon par la potasse caustique et coloré les éléments lignifiés par la fuchsine ammoniacale. On voit que les cellules de l'endoderme présentent les plissements caractéristiques, et contre elles se trouvent les faisceaux du réseau, formés d'une cellule vasculaire et d'une ou deux cellules libériennes.

Parmi les plantes à tiges flottantes, examinons d'abord les *Potamogeton*, qui tiennent au sol par leurs racines ou par la partie inférieure de leur tige. Le *Potamogeton densus*, que nous prendrons comme exemple, présente deux sortes de rameaux, les uns, rampant au fond de la rivière, à entre-nœuds assez longs, émettent à chaque nœud de nombreuses racines, les autres, à entre-nœuds courts, constituent les tiges feuillées.

Une coupe transversale, pratiquée dans un nœud, montre que toutes les racines s'insèrent à la périphérie du corps central, et que leur endoderme se continue avec l'assise interne de l'écorce, qui ne présentait pas les plissements caractéristiques, au moins dans les entre-nœuds assez jeunes que j'ai examinés. Il existe en outre, dans cette région, quelques faisceaux anastomosés en réseau; ces faisceaux établissent des connexions entre les trois groupes de faisceaux de la tige et le système conducteur de la racine.

L'*Hydrocharis Morsus-ranæ* offre une disposition analogue, avec cette différence qu'il n'existe qu'une racine à chaque nœud. L'*Elodea canadensis* présente de rares racines insérées toujours à la naissance d'un rameau. M. Caspary a indiqué que chez les Hydrillées, notamment chez l'*Udora* et l'*Elodea* (1), « les racines naissent à la surface du corps central dans les nœuds, et s'avancent dans l'écorce ».

Je me contenterai d'ajouter qu'à la base de ces organes, on

(1) Caspary, *loc. cit.*, p. 395 et 460.

trouve deux ou trois cellules vasculaires, appliquées contre le vaisseau central ou la lacune qui persiste après la destruction de ses parois. Ces cellules vasculaires représentent le réseau radicifère réduit à son minimum.

Tandis que les vaisseaux apparaissent dans le jeune âge chez l'*Elodea*, et se détruisent plus tard, ces éléments n'apparaissent pas dans le *Vallisneria spiralis*; ils sont remplacés par des cellules allongées et étroites.

M. Falkenberg (1) en décrivant l'anatomie de cette espèce, a émis sur l'origine et l'insertion des racines qui se détachent de la tige des idées particulières. Suivant lui, il n'existerait pas de séparation entre l'écorce et le cylindre central, et les racines pourraient naître dans chacune des couches cellulaires de la tige. M. Müller (2) a publié une description de la même espèce, et dit, au contraire, que les racines, dont l'ébauche se montre sous la gaine fasciculaire, traversent l'écorce en direction radiale et arrivent jusqu'à la gaine fasciculaire de la masse centrale; là, les fibres de la racine se courbent en bas et se perdent après avoir couru quelque temps à l'intérieur.

Mes observations confirment la description de M. Müller, et m'obligent à rejeter les résultats de M. Falkenberg. Ce dernier auteur avait vu, dans la disposition offerte par le *Vallisneria spiralis*, une exception à la règle générale qu'il a formulée pour l'insertion des racines.

Si l'on examine, en effet, des coupes longitudinales de *Vallisneria*, après les avoir débarrassées de l'amidon par la potasse, on constate que les racines naissent à la surface du corps central et très près du sommet. Dès que leur sommet s'est constitué avec la coiffe, l'écorce et le corps central, un accroissement intercalaire se produit à la base du mamelon qui représente leur ébauche, et sépare ainsi ce mamelon du lieu où il s'était constitué; de sorte qu'à 2 ou 3 millimètres

(1) P. Falkenberg, *loc. cit.*, p. 29 et suiv. et p. 196.

(2) Dr J. F. Müller, *Vallisneria spiralis* (*Botanische Abhandlungen*. Bonn, 1878).

plus bas, on trouve des sommets de racine isolés au sein de l'écorce, semblant avoir pris naissance en cet endroit, et rattachés au corps central de la tige par leur corps central qui a subi un rapide accroissement intercalaire. Les *Potamogeton* m'ont offert la même disposition.

III. — MONOCOTYLÉDONES A TIGE AÉRIENNE DÉVELOPPANT DES RACINES SUR SA LONGUEUR.

En séparant les tiges aériennes des tiges souterraines, je n'ai pas eu en vue la création d'un type spécial, j'ai simplement voulu faciliter les descriptions anatomiques et indiquer les modifications que le milieu imprime à cette partie de la tige, suivant qu'elle est complètement souterraine ou aérienne.

On trouvera d'ailleurs tous les intermédiaires entre les tiges souterraines et les tiges aériennes.

Dans ce groupe, nous étudierons spécialement les tiges des Aroïdées (*Philodendron*, *Anthurium*, Monstérinées, etc.), des Orchidées épiphytes (*Vanilla*, *Phajus*, *Epidendrum*), des Commelynées (*Tradescantia*, *Cyanotis*, *Spironema*, etc.), le chaume des Graminées (*Zea*, *Bambusa*, *Arundo*, *Cynodon*, *Elymus*, etc.) enfin la tige de quelques Palmiers (*Chamædorea*).

1° *Monocotylédones à racines développées sur toute la longueur de la tige et localisées sur le tiers ou la moitié de celle-ci.*

Ce sont, dans la famille des Aroïdées, les plantes composant la tribu des Monstérinées, qui présentent cette disposition.

Examinons, par exemple, le *Monstera fenestrata*. La tige rampante de cette espèce développe des racines, aux nœuds ou dans les entre-nœuds, mais toujours sur la même face du corps.

Une coupe transversale de cette tige, à l'état adulte, offre à distinguer le corps central entouré d'une écorce épaisse, et renfermant tous deux des faisceaux. Les faisceaux du corps central, peu serrés dans la région interne, sont rassemblés en

grand nombre à la périphérie et, sur les deux tiers de la circonférence de la tige, ne sont pas séparés de l'écorce, de sorte que le parenchyme interposé entre ces faisceaux passe directement au parenchyme cortical; mais sur le dernier tiers de la circonférence, on constate la présence d'un endoderme, dont les cellules offrent les plissements caractéristiques.

Entre les faisceaux communs et l'endoderme, on trouve un certain nombre de vaisseaux isolés ou groupés au nombre de deux ou trois. Ces vaisseaux sont noyés dans un tissu à cellules petites, représentant le liber, tissu développé surtout en dehors des faisceaux et appliqué immédiatement contre l'endoderme. Si l'on compare cette disposition à la figure qui représente une coupe de l'*Hedychium coronarium*, on trouvera une grande ressemblance entre les deux régions. La ressemblance devient une analogie, quand on examine les coupes qui passent par l'insertion d'une racine; on constate alors que les faisceaux libériens et ligneux de celle-ci se continuent avec ces formations vasculaires protégées par l'endoderme incomplet.

Si l'on dissèque une tige de Monstérinée (*Tornelia fragrans*, par exemple, ou *Scindapsus pinnatus*), avec les procédés que j'ai indiqués plus haut, on se convainc de la relation entre les racines et ces faisceaux particuliers qui représentent un réseau radicifère étendu sur toute la longueur de la tige.

On peut même isoler ce réseau et reconnaître ses dispositions générales.

D'ailleurs, M. Falkenberg, en décrivant le *Scindapsus multijugus* (1), a bien reconnu la véritable nature de cette formation et son rôle comme intermédiaire entre les racines et la tige. Je me bornerai à rappeler que des dispositions anatomiques analogues existent sans exception chez toutes les Monstérinées, et sont semblables à celles dont nous avons constaté l'existence chez quelques Iridées, quelques Broméliacées (*Echmea fulgens*), avec les caractères anatomiques de l'endoderme en moins.

(1) P. Falkenberg, *loc. cit.*, p. 104.

Dans la famille des Vellosiées, le *Barbacenia purpurea*, que nous prendrons pour type, présente une disposition particulière. La tige de cette espèce est triquète et les feuilles tristiques sont insérées de façon que leur nervure médiane coïncide avec chacune des arêtes de la tige. Les racines sont insérées en assez grand nombre sur le milieu des faces de la tige, et par suite forment trois séries longitudinales alternant avec les arêtes de la tige.

En examinant une coupe transversale de la tige, on aperçoit, à l'intérieur d'une écorce très étroite, le corps central affectant la forme d'un triangle équilatéral.

L'écorce est constituée par une couche extérieure sclérifiée, renforcée, par un anneau de tissu scléreux qui se colore vivement par la fuchsine ou la purpurine, et d'une couche interne formée d'un parenchyme incolore à cellules isodiamétrales, renforcée, sur sa face interne, par l'endoderme; celui-ci forme tout autour du corps central une assise régulière, interrompue en certains points pour livrer passage aux faisceaux qui se rendent aux feuilles. Le corps central contient un grand nombre de faisceaux collatéraux; ces faisceaux sont constitués, sur leur côté tourné vers l'axe, par quelques vaisseaux spiralés étroits renforcés par des vaisseaux rayés larges, en nombre variable, et, sur leur côté externe, par du tissu libérien.

Le tissu sclérifié constituant l'appareil mécanique de la tige est très développé dans cette espèce, mais, au lieu de former un arc scléreux externe, il constitue des îlots situés à la partie interne de chaque faisceau, îlots affectant la forme de croissant, de façon à envelopper la région ligneuse de celui-ci. Ces îlots sont reliés les uns aux autres en nombre variable et forment une sorte de réseau.

Les racines s'insèrent toutes, avons-nous dit, au milieu des faces planes de la tige. En ces régions, nous trouvons les faisceaux beaucoup plus serrés que partout ailleurs, et souvent noyés dans un sclérenchyme qui est la continuation dans la tige du tissu conjonctif lignifié des racines. Ces faisceaux sont constitués par une partie ligneuse formée de vais-

seaux rayés, et par quelques cellules libériennes situées en avant.

Le réseau radicifère, chez cette espèce, paraît former trois bandes réticulées, à mailles allongées, occupant les faces planes de la tige, chacune d'elles représentant l'équivalent de la zone génératrice incomplète des Monstérinées.

2°. *Monocotylédones à tige aérienne développant des racines seulement aux nœuds.*

(Graminées, Com néllynées, certaines Orchidées (*Vanilla*) et Aroïdées (*Philodendron*).

a. *Graminées.*

Nous examinerons d'abord les Graminées, qui ont depuis longtemps fixé l'attention. Prenons comme exemple le Maïs, et comparons deux coupes minces pratiquées, l'une dans un nœud, l'autre dans l'entre-nœud. La coupe transversale d'un entre-nœud présente, au centre même, un parenchyme à cellules polyédriques si la tige est encore jeune, ou une grande lacune formée par la destruction de ce parenchyme, si l'entre-nœud appartient à une région plus âgée. Tout autour se trouve un cercle de faisceaux libéroligneux collatéraux, caractérisés par le développement de vaisseaux rayés volumineux, de chaque côté du parenchyme ligneux qui se développe à l'extérieur des vaisseaux spiralés et annelés, formés dès l'origine. Ces faisceaux sont noyés, dans la région tout à fait extérieure, au sein d'un parenchyme à cellules lignifiées et épaissies se colorant vivement en rose par la fuchsine ou en jaune par la potasse, de sorte que le parenchyme central ou la lacune qui lui succède sont entourés d'un anneau constituant ce que quelques anatomistes appellent le « *corps ligneux* » (M. Trécul). En réalité, ce corps ligneux correspond à la gaine externe des pédoncules floraux ou des rameaux aériens des autres Monocotylédones, et représente la région périphérique du corps central, dans laquelle le tissu conjonctif lignifié réunit en une masse commune les faisceaux libéroligneux isolés.

L'écorce, toujours très étroite, revêtue extérieurement par l'épiderme, est constituée par le parenchyme cortical dont les cellules à parois minces sont remplies de grains d'amidon.

Ces cellules conservent leurs cloisons minces jusque dans les assises corticales internes, et ne prennent aucun caractère particulier.

La coupe, pratiquée dans un nœud, diffère de celle que nous venons de décrire par l'absence du parenchyme central, les faisceaux libéroligneux étant distribués sur toute l'étendue du corps central. On aperçoit un bourgeon axillaire, situé à l'aisselle de la feuille qui se détache du nœud et en même temps un grand nombre de racines adventives.

Enfin, le parenchyme interposé aux faisceaux communs renferme un grand nombre de faisceaux sinueux, formant dans toute l'étendue du nœud un lacis fasciculaire qui se continue, d'une part, avec les faisceaux du bourgeon axillaire, et, d'autre part, avec les faisceaux des racines adventives.

Quels sont le rôle et l'origine de ces faisceaux, où l'on ne remarque que de larges vaisseaux ponctués?

Les opinions touchant leur origine et leur rôle sont nombreuses et contradictoires. Unger (1) les considère comme dépendant des bourgeons et des racines; ils sont, suivant lui, formés par l'enracinement (*Einwurzelung* et *Inradicirung*) des faisceaux de ces deux sortes d'organes dans la tige. M. de Bary (2) partage cette opinion. D'autre part, Schleiden (3) et M. Falkenberg (4) affirment qu'ils sont en relation avec les bourgeons exclusivement.

Enfin, M. Guillaud (5) compare le lacis fasciculaire des nœuds de Graminées aux faisceaux caulinaires dont il constate l'existence chez un grand nombre de Monocotylédones, et laisse

(1) Unger, *loc. cit.*, parag. intitulé : *Vergleichung der Gefässbündel-Entwicklung in verschiedenen Monocotyledonen*.

(2) De Bary, *loc. cit.*, p. 323 et 328.

(3) Schleiden, *loc. cit.*, p. 367 et 168.

(4) Falkenberg, *loc. cit.*, p. 125.

(5) Guillaud, *loc. cit.*, p. 129.

supposer que ce lacs fasciculaire a la même origine que les faisceaux caulinaires, c'est-à-dire qu'il est formé par le péri-méristème.

Pour résoudre la question, il faut étudier l'origine de ces faisceaux. A cet effet, on pratique des coupes transversales successives dans de jeunes plants de Maïs, depuis l'extrême sommet jusqu'aux nœuds où les racines sont déjà développées.

On peut déjà s'assurer que les faisceaux qui occupent les nœuds n'existent pas dans les parties jeunes de la tige, et par suite, que leur formation est postérieure à la différenciation des tissus aux dépens du méristème primitif. Mohl avait déjà attiré l'attention sur la constitution tardive de ces faisceaux, mais sans faire connaître leur rôle.

Les jeunes plants de Maïs permettent de confirmer les idées exprimées par MM. Schleiden et Falkenberg. Il est à peine nécessaire de réfuter l'opinion de M. Guillaud; on ne conçoit pas qu'un méristème, occupant la région périphérique du corps central, puisse engendrer les faisceaux occupant l'axe de ce dernier, et intercalés entre les faisceaux communs.

Les coupes examinées, qui passent par les nœuds, montrent, à divers états de développement, les racines adventives.

Dans les plus jeunes coupes, alors que les racines sont constituées par quelques assises cellulaires en voie de division, on ne voit encore aucune trace des faisceaux anastomosés du nœud; dans l'entre-nœud suivant, où les racines sont déjà reconnaissables à leurs trois régions de tissus : coiffe, écorce, cylindre central, ces faisceaux commencent à s'organiser (pl. 14, fig. 52). En effet, dans le parenchyme qui sépare les faisceaux des traces foliaires, parenchyme dont les cellules sont encore pourvues de noyaux, on voit des cloisonnements répétés s'établir et transformer ce parenchyme en cordons de procambium. Ces cordons de procambium apparaissent toujours dans la région centrale et au voisinage du bourgeon axillaire; on n'en voit aucun vestige à la base des mamelons qui représentent le rudiment des racines adventives; ils sont donc à

l'origine, complètement indépendants des racines adventives.

Bientôt ces cordons de procambium se différencient en vaisseaux larges et ponctués, et en cellules libériennes étroites, et ils s'étendent dans toute la surface du nœud. En même temps, les racines adventives prennent un développement considérable, et les faisceaux libéroligneux qui se constituent à la base de chacune d'elles, à la périphérie du corps central, se mettent en communication non seulement avec les faisceaux communs, mais encore avec le lacis fasciculaire destiné aux bourgeons. Ainsi, quand l'évolution de tous ces tissus d'origine secondaire est achevée, les connexions entre les tissus conducteurs d'origine variable sont si intimes, qu'il est impossible de décider, par l'observation des tissus à l'état adulte, ce qui appartient à la racine ou aux bourgeons.

La connexion qui s'établit tardivement entre le système fasciculaire des bourgeons axillaires et celui des racines adventives, n'est pas un fait isolé, particulier aux Graminées. Il existe aussi chez l'*Acorus Calamus*, où j'ai fait connaître la disposition du réseau radicifère et la disposition des faisceaux du bourgeon (1).

Les faisceaux de la racine ne pénètrent donc pas, chez le Maïs, à l'intérieur du corps central, malgré l'affirmation de M. de Bary, puisque le lacis des nœuds naît indépendamment des racines.

Nous serons encore plus convaincus de la réalité de cette indépendance quand nous examinerons les Pandanées, chez lesquelles la pénétration des faisceaux de la racine au sein du corps central de la tige a lieu réellement.

Il ne faut pas croire cependant que les faisceaux qui occupent la section transversale du nœud des Graminées doivent exclusivement leur existence à la présence des bourgeons. En effet, dans le but de démontrer, par de nouvelles preuves, l'indépendance absolue de ces faisceaux et des racines adventives, j'ai examiné la structure des nœuds occupant l'extrémité

(1) L. Mangin, *Bull. Soc. des sciences*. Nancy, 1879.

du chaume de Maïs, extrémité qui joue simplement le rôle de support pour les organes reproducteurs.

Les coupes transversales des nœuds, dans cette région, n'offrent jamais de racines adventives, et sont ordinairement, à la base de l'épi de fleurs mâles, dépourvues de bourgeons. Or, j'ai toujours rencontré dans ces nœuds des faisceaux anastomosés, intercalés entre les faisceaux communs et s'étendant dans toute la section du nœud.

L'examen d'un certain nombre d'autres Graminées confirme ce que nous a révélé l'étude du Maïs. Nous étudierons les *Bambusa mitis* et *gracilis*.

Le rhizome du *Bambusa mitis*, à entre-nœuds de longueur variable, développe des pousses aériennes, qui forment, aux nœuds voisins du sol, un grand nombre de racines adventives. Cette espèce présente un excellent exemple de racines rudimentaires latentes, car si l'on examine les pousses aériennes de *Bambusa*, très grosses, subconiques, on aperçoit à chaque nœud, un peu au-dessous de l'insertion des écailles, un certain nombre de protubérances qui représentent autant de jeunes racines constituées sous l'écorce à l'état d'ébauches et qui attendent, pour s'échapper à travers l'écorce, des conditions extérieures convenables.

Si l'on pratique des coupes transversales en ces régions, on coupe les racines suivant leur axe. La tige offre un corps central très développé, rempli de faisceaux dans toute la section, et sans moelle centrale; ce corps central est entouré d'une écorce très réduite représentant à peine le dixième du diamètre total du nœud. Tous les tissus qui composent la tige sont arrivés à l'état durable, excepté dans les régions occupées par les rudiments des bourgeons et des racines. Là, la lignification cesse à peu de distance du sommet de ces organes.

La section de la tige des *Bambusa* étant considérable, les racines et les bourgeons naissent en des points assez éloignés les uns des autres; aussi voit-on nettement dans ces espèces, l'indépendance des faisceaux qui occupent la section transversale d'un nœud et du système fasciculaire des racines. Les

premiers passent entièrement dans le bourgeon, et sont surtout développés au voisinage du point où il s'insère.

Les préparations sur lesquelles les ébauches de racine sont déjà constituées offrent un sujet intéressant d'observation : le mode de formation des vaisseaux ponctués destinés aux racines et aux bourgeons.

Ce mode de formation des vaisseaux est peu connu. En effet, Mohl se borne à signaler le mode de communication des cellules qui composent les vaisseaux aréolés :

« Parfois la plus grande partie de la cloison originelle demeure, et il se forme en son milieu une ouverture ronde dont le diamètre égale la moitié ou le tiers de la cloison ; tantôt cette cloison est traversée par un grand nombre de fentes très près l'une de l'autre, de sorte qu'elle ressemble aux cloisons d'un vaisseau scalariforme (1). »

M. Schacht (2), étend les observations de M. Mohl. Enfin, Schleiden (3) se borne à rapporter les opinions de Mohl sur ce sujet.

Mais ces savants n'ont pas fait connaître le mécanisme de la perforation des cloisons.

Il m'a paru intéressant de fournir quelques données sur cette question encore inexplorée.

Dans les régions du *Bambusa* où se forment les racines et les bourgeons, on voit (fig. 55, pl. 14), au sein du tissu cellulaire encore jeune et en voie de division, des files de cellules beaucoup plus grandes que les autres, renfermant des noyaux volumineux, qui représentent les ébauches des gros vaisseaux ponctués destinés à ces organes. On peut, dans la même préparation, suivre toutes les phases de la formation de ces vaisseaux.

D'abord dans les régions les plus jeunes (fig. 55), les files de cellules qui se divisent par des cloisons transversales ont leur membrane d'égale minceur partout. Plus bas, la cloison

(1) Mohl, *loc. cit.*, p. 281.

(2) Schacht, *loc. cit.*, § *Die Gefässe der Pflanze*, p. 186.

(3) Schleiden, *loc. cit.*, § *Die Gefässbündel*, p. 181.

transversale se renfle un peu et devient très réfringente (elle offre l'apparence d'un tissu gélifié), en même temps que le protoplasma et les noyaux se rassemblent au milieu de la cellule, et forment un cordon reliant les deux faces transversales opposées. Plus bas encore (fig. 57), chaque cellule ayant grandi, le cordon protoplasmique est rompu et le noyau reste appliqué sur l'une des cloisons transversales; ces cloisons sont encore plus épaissies et prennent l'apparence de fuseaux sur la coupe transversale; leur forme réelle est celle de lentilles biconvexes.

On arrive alors à ce moment dans la région où les parois du vaisseau se ponctuent, tandis que les cloisons transversales persistent toujours avec les deux faces couvertes de granulations protoplasmiques.

Les coupes, pratiquées obliquement par rapport à l'axe de la racine, montrent souvent ces files vasculaires coupées perpendiculairement à leur axe; on peut alors y voir la cloison transversale garnie en son milieu de granulations protoplasmiques et du noyau (fig. 56).

La résorption des cloisons transversales a lieu enfin par un mécanisme que je n'ai pu encore découvrir; en tous cas, le noyau persiste et on le voit refoulé peu à peu sur les parois latérales. La cloison épaissie, d'aspect très réfringent, paraît être de nature différente de la cellulose, car elle ne se colore pas par l'hématoxyline, ni par le chloroiodure de zinc; comme elle prend une faible coloration sous l'action du bleu d'aniline, je serais porté à croire qu'elle se rapproche, par sa nature, de la substance gélifiée.

Quand cette cloison gonflée a disparu, il persiste à l'endroit où elle se trouvait une cloison extrêmement mince, colorable en violet par l'hématoxyline et qui me paraît de nature protoplasmique. On retrouve cette cloison sous la forme d'une plaque violette, qui bouche les trous de communication entre deux cellules vasculaires voisines, quand on examine des coupes transversales des faisceaux communs.

J'ai retrouvé les mêmes faits dans le rhizome du *Calamus*

Draco, ainsi que dans les tiges aériennes du *Spironema*; je me propose de continuer ces recherches, en comparant surtout le mode d'évolution des vaisseaux ligneux et des tubes criblés qui paraissent, d'après ces documents incomplets, assez analogues.

Le Maïs et le *Bambusa* que nous venons d'étudier, n'offrent pas, entre l'écorce et le cylindre central, de formations particulières permettant de fixer la limite précise de ces deux régions de la tige. Le parenchyme cortical passe insensiblement au tissu conjonctif de la région centrale, dans l'intervalle que laissent entre eux les faisceaux communs.

Il n'en est pas toujours ainsi chez d'autres Graminées.

Ainsi, chez l'*Agropyrum repens* (figure 50, planche 14), on constate l'existence d'un endoderme régulier tout autour du corps central. Ses cellules ont leurs parois fortement épaissies, sauf la paroi tangentielle externe. Dans les assises extérieures du corps central confinant à l'endoderme, se sont organisées les racines et leurs faisceaux, qui forment un anneau puissant autour du nœud. Ces assises cellulaires se sont également lignifiées et constituent un appareil de soutien pour la plante. Mais la lignification et l'épaississement ne se sont pas produits d'une façon identique dans l'endoderme et dans les assises qui le renforcent à l'intérieur. En effet, si l'on fait agir d'abord la potasse avant d'examiner les coupes, on constate que les cellules de l'endoderme se sont décomposées en une lamelle moyenne sans changement et des lamelles latérales fortement gonflées et réfringentes sous l'action de la potasse, tandis que les parois des cellules internes, toujours ponctuées, également épaissies dans toute leur masse, ne se séparent pas en lamelle moyenne et lamelle interne, excepté la rangée appliquée contre l'endoderme où il existe des lamelles latérales peu épaisses.

Ainsi, même dans le cas d'une lignification complète des assises externes du corps central, celles-ci se distinguent toujours de l'endoderme lorsqu'il existe, non seulement par l'épaississement inégal des parois, mais encore par la nature même de cet épaississement.

Quand il existe, l'endoderme ne présente pas toujours les caractères que nous venons d'indiquer. Ainsi, chez l'*Arundo donax*, on aperçoit à la partie interne de l'écorce, une rangée de cellules plus volumineuses, dont les parois faiblement lignifiées se colorent par la fuchsine (la coloration est intense sur les faces interne et radiales, nulle sur la face externe). Cette assise, qui a les caractères de l'endoderme des *Ruscus*, *Sisyrinchium*, etc., est séparée des faisceaux libéroligneux communs par une couche épaisse de tissu, dans lequel on aperçoit d'abord des faisceaux libéroligneux courant superficiellement jusqu'à la base des racines, puis quelques assises de parenchyme intercalées entre l'endoderme et les faisceaux des racines.

Ici l'endoderme est encore caractérisé et bien distinct des tissus qui le limitent en dedans. On trouve des dispositions analogues dans le *Cynodon Dactylon*.

La structure des autres Graminées, remarquable par sa constance, ressemble, pour ce qui concerne l'origine et l'insertion des racines, à celle des plantes que j'ai prises comme exemples, sauf quelques variations sans importance.

b. *Commélynées*.

Les Commélynées constituent un groupe naturel, tant par leur morphologie externe que par leur structure interne. Je l'ai étudié spécialement au point de vue de l'insertion des racines sur la tige.

M. Trécul (1) a montré que les racines s'insèrent, chez le *Tradescantia zebrina*, sur un faisceau transversal. M. de Bary, en décrivant avec détail l'insertion des racines, rectifie les vues de M. Trécul, en indiquant que le faisceau transversal du *Tradescantia zebrina* est constitué par les ramifications et les anastomoses du faisceau radial des racines.

Il s'exprime ainsi : « Chez quelques espèces, le faisceau des racines (le corps central) pénètre horizontalement dans la tige jusqu'au cercle formé par les faisceaux propres, et là se

(1) A. Trécul, *loc. cit.*, p. 318, et fig. 3, pl. 15.

partage en rameaux divergents qui s'anastomosent ensemble et constituent un anneau transversal peu élevé entourant la périphérie de la tige (*Tradescantia albiflora*, *Commelina agraria*, etc.).

» Mais chez d'autres espèces (*T. zebrina*, *T. virginica*, *Marvelia zeylanica*), cet anneau de faisceaux anastomosés envoie de nombreux rameaux en direction centripète, qui s'étendent à travers tout le nœud et s'anastomosent avec les faisceaux de la tige et ceux du bourgeon (1). »

Dans ce cas, ils formeraient, d'après M. de Bary, un réseau semblable à celui qui caractérise les nœuds des Graminées.

J'ai déjà montré plus haut que les faisceaux des racines étaient étrangers, chez les Graminées que j'ai étudiées, à la constitution du réseau fasciculaire occupant le diaphragme des nœuds. Les observations que j'ai faites chez quelques Commélynées, m'amènent au même résultat pour les plantes de cette famille.

Le *Spironema fragrans*, que nous prendrons d'abord comme exemple, est une Commélynée à tige rampante, qui développe à chacun de ses nœuds un nombre variable de racines adventives.

La section transversale d'un entre-nœud offre un corps central assez développé, entouré d'une écorce étroite, comme cela est la règle chez toutes les plantes de cette famille. Le parenchyme qui compose l'écorce, ainsi que celui qui sépare les nombreux faisceaux libéroligneux du corps central, est rempli de grains d'amidon, excepté deux ou trois assises cellulaires, situées à la périphérie du corps central, qui tranchent par leur transparence, sur l'opacité des tissus voisins.

La limite de l'écorce et du corps central est alors nettement indiquée, malgré l'absence de caractères particuliers à l'assise corticale interne.

La structure des nœuds est assez semblable à celle des entre-nœuds, mais le parenchyme de l'écorce et le tissu conjonctif du corps central ne renferment pas de grains d'amidon ou en contiennent peu. En outre, l'assise extérieure aux fais-

(1) De Bary, *loc. cit.*, p. 328.

ceaux libéroligneux qui occupent la périphérie, est devenue génératrice et a organisé la couche dictyogène, au sein de laquelle se forment les racines adventives et le réseau radicifère, qui constitue, dans cette espèce, un anneau transversal situé un peu au-dessus de l'insertion des feuilles.

Quand on examine des nœuds assez âgés, les racines qui s'y développent sont constituées, et l'on trouve le réseau formé par un anneau de faisceaux anastomosés qui, dans cette espèce, ne présente pas les rameaux divergents vers le centre, signalés par M. de Bary.

Des coupes, pratiquées dans les nœuds où les racines ne sont pas encore apparentes à l'extérieur, présentent à côté de ces organes déjà constitués sous l'écorce avec toutes leurs régions anatomiques, la couche dictyogène en activité. Ces coupes sont excellentes pour démontrer que la couche dictyogène provient de l'assise périphérique du corps central, assise qui dans les entre-nœuds reste simple, et dont les cellules ne renferment pas d'amidon, tandis qu'à l'endroit où se forment les racines, et là seulement, elle devient génératrice.

On peut observer, dans la couche dictyogène, la formation des vaisseaux et retrouver les stades d'évolution que j'ai signalés à propos des *Bambusa* et du *Calamus Rotang*.

Si l'on veut étudier la première ébauche des racines, il faut, par des coupes successives, remonter, depuis les nœuds où ces organes sont déjà caractérisés, vers le sommet végétatif. J'ai constaté qu'il fallait remonter jusqu'au sommet, à l'endroit où les feuilles ne sont pas encore épanouies, pour rencontrer des racines en voie de formation, et j'ai parcouru jusqu'à dix et douze nœuds à partir de la région où les racines sont constituées avec leurs régions anatomiques, sans trouver de changements appréciables dans chacun de ces organes. Le *Spironema* nous offre, ainsi d'ailleurs que les autres Commélynées, un nouvel exemple de la présence de racines rudimentaires latentes ; en effet, dès que ces organes sont individualisés dans l'écorce, ils subissent un arrêt de croissance et attendent, pour que l'ac

tivité cellulaire se réveille en eux, des conditions extérieures favorables.

L'absence de rameaux qui divergent de l'anneau transversal formant le réseau radicifère, dans l'intérieur du corps central chez le *Spironema fragrans*, ne me permet pas de confirmer ou d'infirmer les vues émises par M. de Bary, sur la pénétration des faisceaux de la racine dans les nœuds.

Pour résoudre cette question, j'ai examiné le *Cyanotis villosa* et le *Zebrina discolor*. Les figures 58 et 59, planche 14, représentent deux coupes de *Zebrina discolor* (1), pratiquées dans les nœuds.

La première coupe (fig. 58) passe par le plan d'insertion des racines adventives, la seconde (fig. 59), située au-dessous de la précédente, passe par le plan de sortie des faisceaux destinés à la feuille et au bourgeon.

Dans la première, on voit une racine r s'échappant de l'écorce, et une seconde, r' , encore à l'état d'ébauche. Le système fasciculaire de la première s'étale à la surface de l'anneau formé par le réseau radicifère fr , et l'on peut constater que tous les faisceaux de cette racine se continuent avec ceux du réseau, sans même s'appliquer sur les faisceaux communs f , qui renforcent celui-ci à sa région interne.

Il n'y a dans cette coupe aucun vestige de rameaux centripètes.

Dans la seconde coupe, le réseau radicifère, déjà moins développé, est interrompu de place en place pour la sortie des faisceaux destinés à la feuille et au bourgeon. Toute la section du corps central est parcourue par de nombreux faisceaux anastomosés; ainsi qu'on peut le constater, ces rameaux fasciculaires ne s'échappent pas du réseau radicifère superficiel, mais bien des faisceaux occupant le cercle externe. Ces faisceaux vont s'anastomoser jusqu'au centre de la tige avec les faisceaux foliaires.

(1) Cette plante est celle que M. Trécul a étudiée dans son mémoire sous le nom de *Tradescantia zebrina*, et dont il donne une figure (fig. 3, pl. XV).

On voit ainsi que le réseau qui occupe la section transversale du nœud chez le *Zebrina discolor*, est indépendant des racines ; car, d'une part, celles-ci occupent sur la circonférence des places indéterminées, tandis que les rameaux centripètes reliant les faisceaux extérieurs aux faisceaux centraux ont une situation fixe, et, d'autre part, l'insertion des racines est située au-dessus du plan formé par ce réseau, plan qui coïncide avec le plan de sortie des faisceaux foliaires et des faisceaux destinés au bourgeon. Le *Cyanotis villosa*, ainsi que le *Tradescantia Virginica*, confirment ces observations.

L'étude de l'évolution des tissus dans les nœuds vient appuyer l'examen des tissus à l'état durable.

En effet, si l'on pratique dans le *Cyanotis villosa* des coupes passant par les nœuds de la tige encore très jeune, on voit que le tissu conjonctif du corps central s'organise en cordons de procambium, pour préparer la formation du réseau occupant la section transversale. Ces cordons de procambium, au lieu d'apparaître d'abord sous la base des racines, comme cela devrait être si ces organes avaient quelque influence sur leur évolution, apparaissent d'abord au centre de la tige, et progressent en direction centrifuge pour atteindre, en dernier lieu, à la périphérie du corps central, les faisceaux communs.

Par conséquent, les nœuds des Commélynées sont, au point de vue du mode d'insertion des racines, comparables aux nœuds des Graminées ; mais cette comparaison s'établit sur des bases opposées à celles qu'indique M. de Bary, c'est-à-dire que les racines et le système fasciculaire qui unit ces organes à la tige ne concourent jamais à la formation du lacs de faisceaux qui occupe, chez beaucoup de ces plantes, la section transversale des nœuds.

Chez toutes les Commélynées, le réseau radicifère forme seulement un anneau entourant le corps central et situé un peu au-dessus des bourgeons et de l'insertion des feuilles.

Les autres plantes à tige aérienne, développant des racines

aux nœuds, n'offrent pas cette constance dans le port et dans la structure, si caractéristique pour les Graminées ou les Commélynées.

Je me bornerai à citer quelques exemples :

Vanilla planifolia. — Parmi les Orchidées, les différentes espèces de *Vanilla* constituent des plantes dont la tige grimpante, très longue, développe, à chaque nœud, ordinairement une seule racine adventive.

La structure de la zone qui sépare l'écorce du corps central paraît, à la première inspection, un peu anormale.

En effet, la coupe transversale de la tige montre, à un faible grossissement, l'écorce et le corps central constitués par du parenchyme à cellules isodiamétrales très grandes, et séparés l'un de l'autre par une gaine de cellules très petites, uniformément lignifiées, formant le plus souvent deux assises irrégulièrement agencées.

Cette gaine, nettement délimitée sur ses deux faces, n'a pas plus de rapports avec l'écorce qu'avec le corps central à l'état adulte, comme on peut le voir sur la figure 47, planche 13.

Le corps central renferme seul les faisceaux libéroligneux ; ces faisceaux, volumineux au centre même de la tige, deviennent de plus en plus grêles à mesure qu'on s'avance vers la périphérie. Les plus étroits, réduits à un ou deux vaisseaux spiralés et protégés par un arc fibreux externe, sont toujours séparés de la gaine par quatre ou cinq assises du tissu conjonctif, au lieu d'en être seulement séparés par l'assise périphérique, comme cela est la règle chez toutes les Monocotylédones.

Les racines s'insèrent de telle sorte que leur cylindre central, s'aplatissant peu à peu, s'applique aux faisceaux les plus extérieurs en formant un réseau de faible étendue en direction transversale, mais assez développé en direction longitudinale. L'endoderme de ces racines se continue avec la gaine particulière à assises multiples de la tige. Quand plusieurs racines naissent au nœud, le réseau est plus développé

et entoure une partie de la tige au voisinage de leur point d'insertion.

Quelle est la nature de la gaine qui sépare l'écorce du corps central? M. Sanio (1), en signalant cette gaine dans le *Vanilla aromatica*, insiste sur l'existence de cellules de parenchyme qui la séparent des faisceaux les plus extérieurs; mais, se fondant sur l'analogie qu'elle présente avec la gaine du *Berberis vulgaris* ou du *Diphylleia cymosa*, il l'assimile à la gaine externe qui contient, chez les autres plantes, les faisceaux de la périphérie du corps central. Je ne crois pas cette assimilation fondée. La gaine du *Vanilla planifolia* est identique à celle de l'*Alstræmeria Ligtu* (fig. 82, pl. 16), l'une et l'autre sont en concordance parfaite avec l'endoderme des racines adventives développées sur la tige. Pour ces raisons, je considère la gaine à assises multiples du *Vanilla planifolia* comme une dépendance de l'écorce : c'est un endoderme.

Les *Phajus* à tige renflée ne présentent pas d'endoderme à la limite de l'écorce et du corps central; cette limite est seulement indiquée par le réseau radicifère, assez important à la base. L'appareil de soutien est peu développé chez ces plantes, comme chez les *Vanilla*, mais pour des raisons différentes. Les *Epidendrum*, à tige grêle verticale, manquent d'endoderme, mais la gaine externe est très développée. Il y a même une lignification de tout le parenchyme central. Le réseau radicifère n'existe aussi qu'aux nœuds.

Philodendron.— Parmi les Aroïdées étudiées avec tant de soin par M. Van Tieghem, les *Philodendron* nous offrent un exemple de plantes à tiges grimpantes, développant des racines aux nœuds. Dans les tiges des espèces de ce genre, il n'existe pas d'endoderme normal séparant l'écorce du corps central, et la limite de ces deux régions n'est indiquée, dans les entrenœuds, que par un cercle circonscrit aux faisceaux les plus extérieurs.

Mais aux nœuds, les racines adventives s'insèrent sur un

(1) Sanio, *Bot. Zeit.*, 1864, p. 222.

réseau, dont les faisceaux anastomosés constituent une limite très nette entre la région corticale et la région centrale.

L'étendue et la puissance de ce réseau peuvent être connues par la dissection de fragments de plantes, après ébullition dans la potasse et coloration par la fuchsine. On se convainc ainsi de l'existence du réseau, qui occupe toute la surface du corps central et s'étend sur une longueur de quelques centimètres. On observe les mêmes faits chez les *Anthurium*.

IV. — MONOCOTYLÉDONES ARBORESCENTES A CROISSANCE ININTERROMPUE EN ÉPAISSEUR.

Les Monocotylédones arborescentes, dont la tige croît plus ou moins en épaisseur avec l'âge de la plante, sont assez nombreuses. Elles comprennent quelques familles : Liliacées (*Yucca*, *Beaucarnea*, *Aloe*, etc.) ; Asparagées (*Dracæna*, *Cordyline*, *Aletris*, etc.) ; Amaryllidées (*Agave*, *Furcroya*, *Crinum*, etc.) ; Dioscorées (*Tamus communis*, etc.).

Chez ces plantes, si l'on pratique des coupes transversales de la tige dans la région qui porte les racines, on constate que les faisceaux de ces derniers organes s'insèrent sur le système des faisceaux formés au sein du méristème secondaire, mais à une profondeur variable, suivant l'époque de leur formation ; les plus âgés s'insèrent profondément, les plus jeunes superficiellement.

On peut encore constater les rapports des faisceaux secondaires chez ces plantes, avec le système fasciculaire des racines, en isolant par macération ou par dissection après ébullition dans la potasse, le système des faisceaux libéroligneux. On s'aperçoit que les faisceaux des racines se déploient, en rayonnant à la surface de la tige, et se continuent avec les faisceaux secondaires qui, au lieu de rester parallèles entre eux, décrivent une courbe sinueuse et s'anastomosent ensemble, comme M. Millardet (1) l'a fait connaître pour les *Yucca* et les *Dracæna*.

(1) Millardet, *loc. cit.*

Ainsi, chez les Monocotylédones arborescentes, on ne trouve aucune trace du réseau radicifère, si caractéristique chez les Monocotylédones à croissance limitée en épaisseur ; mais le système des faisceaux secondaires constitue, chez elles, l'intermédiaire vasculaire entre les racines et la tige. Si l'on remarque que ces faisceaux, formés aux dépens d'un méristème spécial, sont indépendants des feuilles, on trouvera sans doute en les comparant au réseau radicifère, une grande analogie au point de vue physiologique. Mais l'analogie des fonctions ne suffit pas pour identifier ces deux formations, puisque nous connaissons beaucoup d'exemples de fonctions identiques accomplies par des organes morphologiquement différents. Nous devons étudier et comparer le développement de ces régions investies du même rôle. C'est seulement l'identité d'origine et de situation, jointe à la similitude de fonction, qui nous autorisera à considérer la couche de méristème secondaire des Aloïnées, par exemple, comme une exagération du réseau radicifère. Elle représenterait alors, non seulement l'appareil chargé de mettre en communication les racines et la tige, mais encore un organe de soutien pour la tige, et ce dernier rôle expliquerait seul le développement considérable qu'elle présente chez certaines espèces.

Examinons d'abord le *Crinum americanum*. Cette plante offre une tige en partie aérienne, en partie souterraine. La région souterraine développe de nombreuses racines adventives. Une coupe transversale de la partie aérienne montre, à l'intérieur de l'écorce assez développée, un corps central dans lequel sont épars les faisceaux communs. A la périphérie, les faisceaux, plus nombreux, sont formés aux dépens d'un méristème secondaire peu actif dans cette région. Mais si l'on examine la tige dans sa région souterraine, le nombre des faisceaux situés à la périphérie et formés toujours aux dépens du méristème secondaire est plus considérable. Ces faisceaux (pl. 14, fig. 60) s'anastomosent entre eux et avec les racines que la tige porte en grand nombre. L'assise corticale interne ne prend pas les caractères ordinaires de l'endoderme, et le

parenchyme de l'écorce se continue sans interruption avec celui du corps central. A part cette circonstance, il existe une parfaite analogie entre la structure et le rôle des faisceaux anastomosés qui occupent la périphérie de la tige du *Crinum*, et les faisceaux du réseau radicifère de l'*Asphodelus luteus*, ou de l'*Antholyza aethiopica* (1).

Les Aloïnées sont plus intéressantes à étudier que les *Crinum*, car elles offrent un type de transition entre les Monocotylédones à croissance limitée en épaisseur, et celles dont la tige s'accroît régulièrement avec l'âge. Je prendrai comme exemple l'*Aloe chinensis*. Cette espèce présente, comme le *Crinum*, une tige souterraine développant les racines et une tige aérienne ; cette dernière, dénudée sur sa plus grande longueur, est terminée par un bouquet de feuilles.

Une coupe longitudinale du sommet nous offre la répétition des faits observés dans les coupes analogues chez l'*Iris sibirica*, c'est-à-dire : l'évolution du massif terminal de méristème aux dépens d'un nombre variable d'initiales, l'épiderme étant toujours différencié, l'ébauche des feuilles, et enfin, plus bas, la division de la section de la tige en une région centrale et une région périphérique, séparées par un cercle où le méristème primitif se conserve plus longtemps.

Un peu plus bas, la différenciation en tissus durables est terminée, mais on trouve (fig. 61, pl. 15) immédiatement appliquée contre les terminaisons inférieures des faisceaux communs, une assise de cellules *n* qui se cloisonnent en direction tangentielle. Elle est immédiatement recouverte par les cellules corticales, dans lesquelles des cloisons apparaissent encore çà et là ; en outre, les assises internes de l'écorce renferment des grains d'amidon de très petite taille.

La présence des grains d'amidon est un des meilleurs caractères pour indiquer, avec quelque certitude, la limite interne des assises corticales, dans les organes jeunes ou les tiges

(1) Je rappelle l'existence de cellules spirales isolées dans les lacunes du parenchyme cortical de la tige du *Crinum americanum*. Voyez, pour plus de détails, L. Mangin, *Ann. sc. nat.*, 6^e sér., t. XIII, p. 208, 1882.

adultes, quand l'endoderme ne se différencie pas à la manière normale.

Cette assise spéciale, où les cloisons se forment régulièrement, représente l'assise périphérique du cylindre central, et constitue l'assise génératrice du méristème secondaire, dont l'activité se manifeste beaucoup plus bas. Ainsi, l'origine du méristème secondaire est ici la même que l'origine de la couche dictyogène formatrice du réseau. L'examen des coupes longitudinales d'*Agave* et de *Beaucarnea* confirme les résultats que je viens d'énoncer pour l'*Aloe chinensis*.

Suivons maintenant l'évolution du méristème issu de cette assise génératrice, dont nous venons de faire connaître l'origine. Une première coupe transversale, pratiquée à la base de la région couverte par les feuilles, montre, immédiatement appliquées contre les faisceaux communs, quelques assises cellulaires en voie de cloisonnement plus actif que dans la coupe précédente. C'est le méristème secondaire, dont l'activité se manifeste à une distance assez grande de la région où son assise génératrice s'est individualisée.

Il n'y a pas encore de faisceaux libéroligneux formés, et l'endoderme n'existe pas. On conçoit son absence, car cette formation, ne protégeant que les tissus arrivés à l'état durable, ne peut exister dans cette région où la multiplication cellulaire reprend une certaine activité. La figure 62, planche 15, représente une coupe transversale de la même tige, au niveau de la région souterraine. Là, entre le parenchyme fondamental primaire de l'écorce et du corps central, il s'est intercalé un parenchyme secondaire dont les cellules sont disposées en séries radiales très régulières. Au sein de ce parenchyme, il existe un certain nombre de faisceaux libéroligneux d'origine secondaire, les uns complètement formés, d'autres encore à l'état procambial. La zone de méristème est alors refoulée vers l'extérieur, et les cellules corticales qu'elle touche se cloisonnent de temps en temps en direction tangentielle. Dans beaucoup d'entre elles on voit des paquets de raphides; l'exis-

tence et l'abondance de ces cristaux sont un signe de l'activité cellulaire dans ces régions.

Enfin, la coupe de la figure 64, planche 15, toujours pratiquée dans l'*Aloe chinensis*, correspond à la région souterraine où les racines sont complètement formées.

Le méristème secondaire a donné naissance à une couche assez épaisse de tissus secondaires : parenchyme et faisceaux, appartenant presque exclusivement à la région centrale. Quelques-uns des faisceaux, coupés obliquement, sont en relation avec les racines voisines. Mais le méristème secondaire a perdu son activité, et les tissus de la tige, transformés en tissus durables, rendent impossible un accroissement futur en épaisseur. En outre, les cellules corticales profondes, après avoir subi quelques cloisonnements, montrent, sur l'assise interne, l'endoderme si caractéristique dans les Monocotylédones étudiées jusqu'ici. On peut remarquer enfin, qu'à partir de la région où l'endoderme est caractérisé, l'évolution des tissus est achevée, et les racines ne se développent plus.

La comparaison des coupes qui viennent d'être décrites, celle des deux dernières surtout, suggère d'importantes réflexions. L'une (fig. 63), où le méristème secondaire est en pleine activité, réalise la disposition des tissus comme on l'observe chez toutes les Monocotylédones à croissance illimitée en épaisseur. Cette figure, à part quelques modifications sans importance, est identique à celles qu'on obtiendrait en représentant le méristème secondaire et les tissus formés par son activité chez les *Dracena*, *Yucca*, etc. L'autre (fig. 64), qui représente le méristème dont l'activité a cessé, réalise les dispositions si nombreuses que nous avons observées chez les Monocotylédones à croissance limitée en épaisseur, notamment chez l'*Asphodelus luteus*, le *Sisyrinchium striatum*, l'*Antholyza aethiopica*.

Ainsi, nous trouvons une similitude complète d'origine, de structure et de fonctions, entre le réseau radicifère de ces dernières plantes et les faisceaux secondaires de l'*Aloe chinensis*. Pouvons-nous continuer à envisager le méristème secondaire

des *Aloe* et les tissus résultant de leur activité, comme des formations spéciales à ces dernières plantes et dont on ne retrouve pas l'équivalent chez les Monocotylédones à croissance limitée? Je ne le crois pas, et dans l'impossibilité de trouver une différence entre le réseau radicifère d'*Antholyza* ou de *Musa*, par exemple, et les faisceaux secondaires des *Aloe*, je pense qu'on doit, sinon identifier, au moins rapprocher ces deux formations.

Les faits que je viens de signaler s'appliquent non seulement à l'*Aloe chinensis*, mais à d'autres Aloïnées : *Aloe umbellata*, *vittata*, *tortuosa*, etc.

D'ailleurs, une observation faite sur l'*Agave americana* permet de confirmer l'analogie que je viens d'indiquer entre les faisceaux secondaires des Aloïnées et le réseau radicifère de la majorité des Monocotylédones. Cette plante porte, comme on sait, sur la portion souterraine, un grand nombre de bourgeons qui se développent sous la forme de stolons souterrains. Ces stolons, composés d'un nombre variable d'entre-nœuds, se terminent par de jeunes pousses feuillées d'*Agave*, et chacune d'elles, développant des racines à sa base, est susceptible d'acquérir un développement équivalent à la plante mère dont elle est une ramification. La structure des stolons et des pousses feuillées qui les terminent est intéressante à observer.

La coupe transversale d'un stolon nous offre, à l'intérieur d'une écorce assez large, le corps central renfermant un petit nombre de faisceaux libéroligneux. L'écorce, protégée extérieurement par quelques assises de liège, offre, à la limite du corps central, un endoderme très régulier dont les cellules à parois épaissies affectent, sur la coupe, la forme en V. Entre cet endoderme, interrompu de loin en loin pour la sortie des faisceaux des écailles du stolon, et les faisceaux libéroligneux les plus extérieurs, il existe toujours au moins une assise cellulaire représentant l'assise périphérique du cylindre central.

On ne trouve pas de formations secondaires dans toute l'étendue du stolon, il n'y a pas non plus de réseau radicifère, aussi le stolon ne porte-t-il jamais de racines.

C'est seulement à la base de la pousse feuillée qui le termine, que les racines apparaissent, d'abord rares, puis très nombreuses et disposées tout autour de la tige. Alors, si l'on pratique une série de coupes transversales de plus en plus rapprochées de la pousse feuillée terminale, on voit que les cellules de l'endoderme se dissocient peu à peu, et que les cellules de cette assise, d'abord étroitement appliquées l'une contre l'autre, se séparent en groupes plus ou moins nombreux ; la figure 65 de la planche 15 représente la coupe d'un stolon au moment où l'endoderme est déjà rompu.

La dissociation de l'endoderme continue toujours et, à l'endroit même où commencent à se développer les racines, cette assise limitante a disparu. Mais, à cette place, les assises extérieures au corps central, situées par conséquent à l'intérieur de l'endoderme, se cloisonnent en direction tangentielle, et organisent un méristème dans lequel se forment les racines et le système fasciculaire qui les rattache à la tige. La figure 66, de la planche 15, montre une coupe transversale du stolon déjà figuré précédemment, mais au moment où le méristème secondaire est en train de se constituer dans la région périphérique du corps central. Le maximum de l'activité du méristème secondaire est situé précisément dans la région où les racines se développent, et en si grand nombre qu'elles se pressent les unes contre les autres. C'est exclusivement sur les faisceaux libéroligneux formés au sein de ce méristème secondaire, que leur système vasculaire prend son insertion, et à une profondeur variable : les racines les plus éloignées du sommet s'insérant profondément dans la couche de tissus secondaires, tandis que les racines situées le plus près du point végétatif s'insèrent dans les faisceaux superficiels de récente formation.

Grâce à la multiplicité des surfaces d'absorption développées à la base de la pousse feuillée qui termine le stolon, celle-ci acquiert une puissance de végétation très grande. Aussi sa tige s'élargit-elle bientôt, tout en conservant une très faible hauteur. Pendant ce temps, le stolon, qui devait nourrir le

bourgeon terminal avant l'épanouissement de ses racines, se flétrit, et toute communication avec la plante mère est interrompue.

J'ai rencontré une disposition analogue chez une Iridée, le *Crocsmia aurea*, pour ce qui concerne l'épanouissement des bourgeons. Ceux-ci, en effet, au lieu de se développer à l'aisselle des écailles du bulbe, comme autant de caïeux, se développent en autant de stolons grêles, souterrains, qui se terminent chacun par une pousse feuillée, et s'épanouissent au printemps. Le développement des racines à la base de chacune d'elles, s'opère comme chez l'*Agave americana*. La seule différence consiste en ce que, chez le *Crocsmia aurea*, la couche dictyogène perd son activité dès que le réseau et les racines qui occupent la base du bulbe sont constitués, tandis que chez l'*Agave americana*, le méristème secondaire, né à la place de la couche dictyogène, conserve son activité pendant la vie de la plante, et favorise ainsi le développement continu de nouvelles racines.

Il me paraît donc possible d'assimiler le méristème secondaire de l'*Agave americana* à la couche dictyogène, et les faisceaux libéroligneux qui s'y forment, au réseau radicifère. Cette assimilation paraîtra bien plus vraisemblable, si l'on remarque que la tige des *Agave* n'atteint jamais, on le sait, une hauteur considérable, et par suite, que les faisceaux libéroligneux propres à cette tige n'ont pas d'importance comme organes de soutien.

Ces faisceaux n'ont donc d'autre rôle que de servir d'intermédiaire entre les faisceaux communs et les racines adventives développées en grand nombre à la base de la tige.

Les observations que je viens de présenter concernant les relations des faisceaux secondaires avec les racines adventives, s'appliquent également au *Fourcroya tuberosa*, voisin de l'*Agave*, ainsi qu'au *Beaucarnea tuberculata* et au *Tamus communis*, peut-être aussi au *Tamus elephantipes*, ainsi que cela paraît résulter des descriptions de Mohl (1).

(1) Mohl, *Vermischte Schriften*.

Il reste maintenant à étudier, au même point de vue, les Monocotylédones arborescentes, dont la tige atteint des dimensions parfois considérables, telles que *Dracæna*, *Aletris*, *Cor-dyline*, *Yucca*.

L'origine du méristème secondaire chez ces plantes est la même que celle de la couche dictyogène. On le démontre à la fois, par l'examen du développement des tissus au sommet végétatif, et par l'étude des plantules de germination.

Prenons comme exemple l'*Aletris fragrans*, voisin des *Dracæna*, chez lesquels, ainsi que l'a démontré M. Millardet, le méristème secondaire apparaît tardivement et assez loin du point végétatif.

Si l'on pratique une série de coupes transversales, en remontant graduellement de la région où le méristème secondaire est en activité jusqu'au point où ce méristème prend naissance, on peut saisir toutes les phases de son évolution.

La figure 70, planche 46, représente une coupe transversale de l'*Aletris fragrans*, dans la région de la tige où le méristème prend naissance.

On voit d'abord que les cellules corticales internes, et quelques-unes des cellules extérieures du parenchyme du corps central interposé aux faisceaux communs, renferment de l'amidon. Mais à la limite du cercle formé par ces derniers, il existe une assise plus ou moins régulière de cellules où le cloisonnement en direction tangentielle a commencé à se produire. Cette assise génératrice est l'ébauche du méristème secondaire.

D'ailleurs l'examen du sommet des organes en voie de croissance n'a pas l'importance de l'examen des plantules de germination, car dans ces dernières, on peut suivre la première évolution du méristème secondaire jusqu'au voisinage de l'endoderme des racines.

Prenons comme exemple une plantule de germination de *Yucca gloriosa*, âgée d'un an.

La figure 67 de la planche 15 représente la coupe transversale de cette plantule vers la base, où les faisceaux libéro-

ligneux sont déjà caractérisés comme faisceaux de tige. Le cloisonnement a lieu dans les cellules *n* qui confinent aux masses libériennes des faisceaux communs, tandis que les cellules les plus éloignées restent encore indivises. La figure voisine (fig. 68) représente une coupe de la même plantule, pratiquée dans une région plus élevée. Le cloisonnement s'est étendu à une région beaucoup plus grande de la tige, et, au sein du parenchyme secondaire déjà formé, s'organisent des groupes de faisceaux à cellules vasculaires courtes, ponctuées.

Le méristème s'est bien constitué à l'origine aux dépens de l'assise périphérique du cylindre central, car si l'on pratique, dans ces plantules, des coupes longitudinales passant par l'axe de la tige et de la racine principale (la figure 69, pl. 15, représente l'une de ces coupes), on constate qu'à la limite de la racine et de la tige, l'endoderme *end*, à cellules pourvues de l'épaississement en V, qui protégeait la racine, disparaît avec ses caractères particuliers. Mais cette assise limitante, nettement caractérisée autour de la racine, se continue sur la tige, par une assise à parois minces, dont les cellules se cloisonnent plus ou moins activement en direction tangentielle. En même temps, le péricambium de la racine *ap* se continue dans la tige par une couche *n* à plusieurs assises, intercalée entre les faisceaux communs et l'assise continuant l'endoderme. Cette couche représente le méristème secondaire au sein duquel on aperçoit quelques faisceaux à l'état procambial.

J'ai vérifié les mêmes faits chez l'*Aloe vittata*, l'*Agave macroacantha*, le *Yucca filamentosa*, pour ce qui concerne l'évolution des plantules de germination, et chez les *Dracena phrynioides*, *Yucca flexuosa*, *Dracena congesta*, pour le développement des tissus au point végétatif.

Mais si les circonstances de l'apparition du méristème secondaire chez les *Dracena* et les *Yucca*, sont identiques à celles que nous ont montrées les *Agave* et les *Aloe*, les dispositions du système des faisceaux secondaires sont un peu différentes.

Ces faisceaux forment une couche d'épaisseur variable, qui

entoure la tige dans toute sa longueur, et dans laquelle ils courent en suivant la course indiquée par M. Millardet chez le *Yucca aloifolia*. C'est seulement dans la région souterraine de la tige, que ces faisceaux contractent des connexions avec les racines qu'elle développe.

Deux cas différents se présentent alors. Ou bien les racines les plus anciennes, conservant le type de structure général chez les Monocotylédones, lignifient leurs tissus et sont bientôt incapables de former de nouveaux organes d'absorption. Elles sont alors remplacées, dans ce rôle physiologique, par des racines adventives développées au sein du méristème secondaire, et dont l'insertion rappelle celle des racines sur le réseau radicifère (*Yucca gloriosa*, *Dracæna phrynoides*, *D. congesta*.)

Ou bien, ainsi que M. Wossidlo l'a constaté le premier (1), il arrive, chez quelques espèces (*D. racena marginata*, *D. frutescens*, *D. Draco*, *Aletris fragrans*), que les racines développées les premières persistent pendant toute la vie de la plante, parce qu'il apparaît chez elles un méristème secondaire constitué aux dépens du péricambium, de telle sorte que le système des faisceaux secondaires s'étend sans interruption sur toute la longueur de la tige et des racines.

Le mode d'insertion des racines latérales chez ces dernières plantes, soit qu'elles naissent sur la tige ou sur la racine, est remarquable. En effet, les faisceaux de chaque racine latérale se déploient en étoile à la surface du corps central de l'axe sur lequel ils s'insèrent (tige ou racine), et forment tout autour un réseau fasciculaire plus ou moins étendu, qui se continue avec les faisceaux formés au sein du méristème secondaire.

En résumé, les Monocotylédones caractérisées par la croissance plus ou moins grande de la tige en épaisseur, offrent tous

(1) Wossidlo, *Über den Bau und das Wachsthum der Drachenbäume*. Je n'ai pas pu me procurer le mémoire de M. Wossidlo. Je ne connais les résultats de ses recherches que par l'extrait qu'en a publié M. de Bary, dans son ouvrage d'Anatomie comparée. On m'excusera donc de ne l'avoir pas signalé dans l'histoire.

les types de transition avec les Monocotylédones dépourvues de cette croissance.

Un premier groupe, constitué par les Aloïnées (*Aloe*, *Gasteria*, *Apicra*), nous présente un méristème secondaire identique à la couche dictyogène, et dont l'activité est temporaire. Son activité cesse au moment où la tige est dépourvue de la propriété de former des racines adventives.

Dans un second groupe, constitué par les *Agave*, *Fourcroya*, *Beaucarnea*, *Tamus*, le méristème secondaire est toujours actif pendant la durée de la vie, mais il se borne à constituer un système de faisceaux anastomosés reliant les racines adventives à la tige, car celle-ci n'atteint jamais de grandes dimensions en hauteur, elle reste presque complètement souterraine. Ici encore, le méristème secondaire est identique par son origine et son rôle à la couche dictyogène.

Le dernier groupe enfin, qui renferme des espèces arborescentes (*Dracæna*, *Cordyline*, *Aletris*, *Yucca*), diffère des précédents en ce que les faisceaux nés au sein du méristème secondaire enveloppent la tige sur toute sa hauteur, quoique celle-ci ne développe des racines qu'à sa base.

Ces faisceaux sont toujours les seuls intermédiaires entre le tissu conducteur de la tige et celui des racines, mais ils constituent aussi un appareil de soutien pour la tige.

Par son origine, par ses fonctions, le méristème secondaire des *Dracæna* peut donc être, en raison de l'existence des groupes précédents, rapproché de la couche dictyogène; il en diffère par une plus grande activité, que justifie le rôle de support rempli par les faisceaux qui s'y développent.

Les observations que j'ai présentées ne concernent que l'appareil végétatif de ces plantes. Les appareils reproducteurs, toujours dépourvus de racines, ne présentent pas de croissance en épaisseur, et leur structure est identique à celle des appareils reproducteurs des autres Monocotylédones, notamment des Iridées et des Liliacées, ainsi que je l'ai vérifié pour les Aloïnées, les *Yucca*, etc.

V. — MONOCOTYLÉDONES ARBORESCENTES DÉPOURVUES
DE L'ACCROISSEMENT EN ÉPAISSEUR. — PANDANÉES.

Je prendrai spécialement comme exemples les *Pandanus*, sur la structure desquels nous possédons seulement les observations que M. Van Tieghem a consignées dans son mémoire classique sur les Aroïdées (1). Ces plantes constituent, on le sait, des arbres dont la tige s'élargit graduellement de la base au sommet, et ne tient au sol que par des racines adventives qu'elle développe en différents points de sa hauteur.

Examinons la structure de la tige dans la région arrivée à l'état durable. Une coupe transversale (fig. 74, pl. 16) de cette tige, chez le *Pandanus odoratissimus*, montre, à l'intérieur d'une écorce très étroite, le corps central développé renfermant exclusivement les faisceaux libéroligneux. Le parenchyme de l'écorce, formé de cellules polyédriques agencées sans régularité, renferme quelques faisceaux fibreux. Le corps central contient un grand nombre de faisceaux, pourvus chacun d'un puissant arc fibreux externe, épars au centre, très serrés à la périphérie; ces faisceaux sont séparés par du parenchyme dont les cellules, à parois minces dans la région centrale, s'épaississent peu à peu vers la périphérie, de façon à englober dans une masse commune les faisceaux les plus extérieurs. On peut ajouter que l'assise corticale *end*, qui limite le corps central, présente les caractères d'un endoderme.

Si l'on examine les coupes, après avoir coloré le protoplasma par le carmin ou l'hématoxyline, on constate bien encore, çà et là, la présence des noyaux, mais on n'observe jamais trace d'un méristème secondaire; les tissus arrivés à l'état définitif, que nous présente la coupe observée, ne subissent plus d'autre changement.

Comment se réalise cette structure, qui présente beaucoup d'analogie avec celle que M. Mohl a figurée pour les Palmiers?

(1) Ph. Van Tieghem, *loc. cit.*, p. 195.

On observera, pour résoudre cette question, des coupes longitudinales de *Pandanus odoratissimus*.

L'évolution des tissus au sommet végétatif, la constitution des feuilles et enfin la différenciation de la tige en écorce à développement centripète et corps central à développement centrifuge, s'effectuent comme chez toutes les Monocotylédones étudiées. Aussi, sans revenir sur cette partie de la description, je m'occuperai de décrire les phénomènes qui se passent quand l'écorce et le corps central, déjà différenciés, sont encore séparés par un anneau de tissu où le cloisonnement s'opère toujours, cet anneau représentant le reste du méristème primitif.

La figure 73 de la planche 16 représente une coupe transversale de la tige de *Pandanus odoratissimus*, à la limite de l'écorce et du corps central. Dans le corps central, les faisceaux libéroligneux *f* sont déjà individualisés à l'état procambial, et les cellules du parenchyme qui les sépare à la périphérie ont cessé de se cloisonner, mais elles continuent à grossir. En même temps les cellules de l'écorce achèvent leur différenciation. La présence des noyaux dans les cellules de cette région indique que les éléments anatomiques n'ont pas encore terminé leur évolution.

En effet, si l'on examine la figure 74, planche 16, on voit que les faisceaux libéroligneux *f* ont achevé de se constituer, l'apparition d'un arc fibreux externe indiquant le terme de la différenciation, et que les cellules du parenchyme qui séparent les faisceaux, ont épaissi et lignifié leurs parois sans subir de nouveaux cloisonnements. Quant au parenchyme cortical, ses cellules ont grandi, et, après quelques divisions tangentielles sans importance, l'assise interne *end* a pris les caractères d'un endoderme.

A partir de ce moment, et quelle que soit la partie qu'on étudie, on n'observe aucun changement dans l'agencement des tissus.

Il n'existe donc pas de méristème secondaire chez les Pandanées. En outre on ne voit pas apparaître, entre les terminai-

sons inférieures des faisceaux communs et l'assise corticale interne, les faisceaux, orientés obliquement, qui représentent le réseau radicifère si caractéristique chez les Monocotylédones à croissance limitée.

On peut se demander alors quel est le mode d'insertion des racines et par quel mécanisme la tige atteint, chez les *Pandanus*, des dimensions parfois considérables.

Pour étudier le mode d'insertion des racines, examinons des coupes transversales et des coupes longitudinales de la tige de *Pandanus*, au niveau de la base de ces organes.

On constate que les faisceaux de chaque racine, au lieu de s'épanouir, suivant l'habitude, à la surface du corps central de la tige, se dirigent perpendiculairement à l'axe de cette dernière, s'insinuent entre les faisceaux communs en se dirigeant de préférence de bas en haut. Après avoir atteint ou souvent même après avoir dépassé le milieu de la tige, ils s'accroient aux faisceaux communs.

M. Mohl a signalé ce mode d'insertion chez beaucoup de Palmiers.

La figure 72, planche 16, représente une coupe longitudinale de la tige de *Pandanus odoratissimus*, dans la région où elle donne naissance à deux racines adventives. Ces racines offrent déjà dans l'écorce un géotropisme négatif très prononcé, et l'une d'elles, beaucoup plus développée, se relie à la tige par un certain nombre de faisceaux *fr*, interposés aux faisceaux communs *f*, et s'accrochant à ces derniers après un parcours plus ou moins long. Il est important de remarquer que les faisceaux propres à la racine sont à peine constitués dans cette coupe, tandis que le système fasciculaire qui doit réunir ces organes à la tige est déjà lignifié.

La figure 71 montre la section transversale de la tige du *Pandanus odoratissimus* pratiquée dans la région où une racine adventive se constitue. On voit que les faisceaux communs *f* renferment déjà des cellules spirales, tandis que les faisceaux de la racine *fr* sont encore à l'état procambial.

Si l'on voulait juger de la marche de la formation des

faisceaux par la marche de la différenciation, qui progresse de la tige vers la base de la racine, on devrait repousser l'opinion de Mohl et adopter celle qu'indique M. Trécul. Mohl dit, en effet, à propos des Palmiers, que les faisceaux qui unissent la racine à la tige, croissent en double direction : d'une part, vers le sommet de la jeune racine, et en même temps, d'autre part, vers le centre de la tige pour aller s'accoler aux faisceaux communs.

M. Trécul affirme, au contraire, que les faisceaux de la racine se développent en commençant à la surface d'insertion de la racine, pour s'avancer progressivement dans cet organe. Les observations de M. Trécul sont exactes quand elles s'appliquent aux Monocotylédones chez lesquelles le réseau radicifère est superficiel, et toutes les plantes qu'il a étudiées rentrent dans ce groupe.

Mais pour ce qui concerne les Palmiers et surtout les Pandanées, nous verrons, en étudiant le développement des tissus, que l'acception de Mohl est vraie.

On peut encore se rendre compte du mode d'insertion des racines en pratiquant, dans la région où elles s'insèrent, des coupes longitudinales de la tige, coupes qui sont perpendiculaires à la direction d'un de ces organes. Les faisceaux communs *f*, parallèles au plan de la coupe, sont coupés suivant leur axe, tandis que les faisceaux *fr*, s'échappant de la racine pour se rendre dans la tige, sont coupés en section droite. La figure 77, planche 16, représente un fragment de l'une de ces coupes longitudinales, pratiquée chez le *Freycinetia nitida*.

Les faisceaux communs sont représentés en *f*, tandis que les faisceaux de la racine *fr* occupent les mailles du parenchyme intercalé aux faisceaux communs. Ces faisceaux de racine sont constitués par quelques cellules vasculaires, un ilot libérien et entourés d'un puissant arc fibreux.

Ce mode d'insertion des racines adventives du *Pandanus* sur la tige, est analogue à celui qui été signalé par M. de

Bary (1), pour l'insertion des racelles sur la racine principale des plantes de la même famille.

Pour étudier le mode de développement des faisceaux de racines, on pratique des coupes transversales de la tige du *Pandanus* dans une région encore jeune, et à l'endroit où se trouvent des ébauches de racines; la figure 71 représente une pareille coupe et la figure 75 un fragment grossi de la précédente.

On constate que le parenchyme interposé aux faisceaux communs, et situé au voisinage de l'ébauche de la racine, repasse, sous l'influence de celle-ci, à l'état de méristème: ses cellules se cloisonnent et organisent des cordons de procambium, qui s'allongent graduellement dans le corps central de la tige, et se terminent au voisinage des faisceaux centraux.

A ce moment, la lignification commence dans ces cordons de procambium, d'abord dans la partie accolée aux faisceaux communs, c'est-à-dire au centre de la tige, et progresse en direction centrifuge jusque vers la base de la racine.

Ainsi la différenciation définitive des faisceaux de la racine a lieu en sens inverse de leur développement à l'état procambial.

Le développement des faisceaux des racelles insérées sur les racines adventives, suit une marche analogue, comme le montre la figure 76, où l'on voit les cordons de procambium *fr* constitués aux dépens du parenchyme interposé entre les lames vasculaires et les îlots libériens.

J'ai vérifié les mêmes faits pour toutes les espèces de *Pandanus* que j'ai pu étudier, et pour un certain nombre de Palmiers.

Mais les plantes de cette dernière famille ne présentent pas l'uniformité de structure qu'on observe chez les Pandanées. Tandis que, sur une espèce de *Pandanus*, on peut décrire complètement l'anatomie de toutes les plantes de la famille,

(1) De Bary, *loc. cit.*, Wurzel, p. 328.

il faut, chez les Palmiers, prendre un certain nombre de types comme exemples.

Les *Rhapis*, *Chamærops*, *Caryota*, *Calamus*, *Phœnix*, etc., présentent, pour le mode d'insertion des racines, la disposition caractéristique des *Pandanus*. On peut s'en convaincre en examinant la coupe transversale de la tige du *Rhapis flabelliformis*, pratiquée dans la région souterraine qui seule développe des racines (fig. 79, pl. 16). L'écorce *ec*, renfermant dans sa partie externe un grand nombre de cordons fibreux, entoure le corps central qui contient les faisceaux libéroligneux, renforcés par un puissant arc fibreux externe.

Il n'existe pas de gaine externe, ni d'endoderme caractérisé à la limite de ces deux régions, mais les faisceaux libéroligneux très nombreux et très serrés à la périphérie délimitent nettement la région centrale.

On voit en *r* la base d'insertion d'une racine : les nombreux faisceaux qu'elle renferme *fr* s'insinuent entre les faisceaux libéroligneux de la tige et s'accolent, plus ou moins profondément, à la région interne de ceux-ci.

L'étude du développement des racines montre, chez le *Phœnix dactylifera*, les phénomènes observés chez les Pandanées, et sur lesquels je crois inutile de revenir.

A côté de ces Palmiers, les espèces du genre *Sabal* offrent, au moins chez des individus jeunes, le mode d'insertion des racines caractéristique des Monocotylédones ordinaires.

J'ai représenté (fig. 80 et 81, pl. 16) le *Sabal Adansonii*. La figure 80 représente la coupe longitudinale de l'extrémité de la tige, coupe qui montre, en même temps que la curieuse courbure de la tige au voisinage du point végétatif, le mode d'insertion des racines. On voit en effet ces organes se développer sur le côté dorsal de la tige, c'est-à-dire opposé à celui contre lequel s'applique le sommet. En *r* se trouve l'ébauche d'une racine, en *fr*, à la surface du corps central, on rencontre des faisceaux, coupés en section droite, qui représentent le réseau radicifère superficiel des racines.

Les coupes transversales (fig. 81) permettent de s'assurer

que les faisceaux unissant les racines à la tige ne pénètrent jamais dans le corps central; ils restent toujours à sa surface et contribuent, en l'absence d'endoderme, à délimiter son contour.

L'étude de l'évolution des racines est très difficile dans cette plante, à cause de la courbure de l'axe dans la région où ces organes sont en voie de développement. Cette circonstance s'oppose en effet à ce que l'on puisse obtenir des coupes minces successives et toutes perpendiculaires à l'axe. Ainsi, les Palmiers offrent à la fois, pour l'insertion des racines et le mode de croissance de la tige, le type caractéristique de la famille des Pandanées, et le type général des Monocotylédones à réseau radicifère superficiel.

Les Cyclanthées (*Cyclanthus*, *Cardulovica*), qui offrent de nombreuses analogies de structure avec les Pandanées, notamment en ce qui concerne les faisceaux composés du corps central, présentent, outre l'existence du réseau radicifère protégé à la manière normale par l'endoderme à plissements, une pénétration plus ou moins profonde des faisceaux de la racine dans le corps central.

On voit donc qu'il existe des intermédiaires entre les deux modes d'union du système conducteur des racines avec celui de la tige.

CONCLUSIONS.

Nous pouvons formuler les conclusions des recherches consignées dans ce mémoire de la manière suivante :

1° Chez toutes les Monocotylédones, les racines adventives prennent naissance, après la constitution des tissus de la tige, dans un méristème spécial formé par l'assise périphérique du corps central, qui joue le rôle d'assise génératrice.

2° Le corps central et l'écorce de la jeune racine paraissent seuls formés par ce méristème, sa coiffe serait constituée par les assises internes de l'écorce.

3° Ce méristème, que j'appelle *couche dictyogène*, développe en outre, un système particulier de faisceaux libéro-ligneux servant d'intermédiaire entre les racines et la tige.

Ce système offre des dispositions variables.

4° Dans un premier groupe de plantes comprenant la majorité des Monocotylédones (plantes à tige annuelle ou vivace, aérienne ou souterraine), les faisceaux vasculaires servant de lien entre les racines et la tige constituent un réseau qui occupe toujours la périphérie du corps central; ce réseau particulier constitue le *réseau radicifère*.

Il est tantôt développé dans toute l'étendue de la tige (*Ruscus*, *Acorus*), tantôt il n'existe qu'aux nœuds (*Convallaria*), tantôt enfin il se rencontre à la base de la tige (*Antholyza*, *Asphodelus*, *Crocus*).

Ce réseau se tient en communication, d'une part, avec les terminaisons inférieures des faisceaux communs, et d'autre part, avec les lames vasculaires et libériennes des racines.

5° Dans un second groupe de plantes, comprenant les Monocotylédones à croissance variable en épaisseur, la couche dictyogène, au lieu de perdre son activité aussitôt après le développement des racines, comme chez les plantes précédentes, conserve un certain temps son activité. On observe alors des phénomènes différents :

Tantôt (*Aloe*), la couche dictyogène organise plusieurs plans de faisceaux anastomosés sur lesquels s'insèrent, à une profondeur variable, les racines adventives; puis son activité s'éteint et la gaine protectrice (endoderme) annonce par sa présence la fin de cette activité.

Tantôt (*Agave*), la couche dictyogène demeure à l'état actif pendant toute la vie de la plante et provoque la formation d'une masse puissante de faisceaux libéroligneux. Elle favorise ainsi l'établissement de nombreuses racines adventives.

6° Chez les *Dracaena*, les *Yucca*, on trouve, à la place de la couche dictyogène, un méristème secondaire qui détermine la formation de faisceaux, sans relation avec les feuilles, et sur lesquels s'insèrent les racines adventives.

Ce méristème secondaire, par son origine et son rôle, représente l'équivalent de la couche dictyogène. Il a, en outre, un rôle nouveau à accomplir : il constitue les organes de soutien des plantes où il est développé.

7° Les Pandanées et un grand nombre de Palmiers offrent une disposition qui exclut la formation du réseau radicifère; en effet, chez ces plantes, la couche dictyogène organise les racines et, sous l'influence de celles-ci, le système de faisceaux qui la rattachent à la tige se développe en affectant la forme de faisceaux sinueux pénétrant plus ou moins profondément dans le corps central et s'accolant aux faisceaux communs.

8° On peut distinguer, chez les Monocotylédones, deux sortes de tiges : les tiges sans racines et les tiges à racines.

Les tiges sans racines, supportant les organes de reproduction et souvent les feuilles, sont toujours dépourvues de la croissance en épaisseur. Leur structure, très constante, est caractérisée par l'existence, à la limite de l'écorce et du corps central, d'une gaine externe, formée par la lignification des assises extérieures du corps central, et constituant le principal appareil de soutien pour ces tiges.

Les tiges à racines, très variables dans leur structure, sont caractérisées par l'existence de la couche dictyogène, et par la présence de l'endoderme, formé par l'assise corticale interne. Quelques-unes possèdent une croissance en épaisseur, temporaire (*Aloe*, *Apicra*) ou permanente (*Yucca*, *Dracæna*); mais la plupart des tiges de Monocotylédones sont dépourvues de cette propriété (Pandanées, quelques Palmiers, Liliacées, Iridées, etc.). La zone génératrice, ou l'anneau d'accroissement décrits par quelques anatomistes, chez les Monocotylédones, ne sont autre chose que la couche dictyogène, dont le rôle est de former les racines et le système vasculaire qui les unit à la tige.

Ces recherches, commencées au laboratoire de botanique de la Faculté des sciences de Nancy, dirigé par mon excellent maître et ami M. Le Monnier, ont été terminées au laboratoire de recherches du Muséum, où M. Van Tieghem a bien voulu m'accueillir, et sous sa haute et bienveillante direction.

Pour donner aux résultats consignés dans ce mémoire un caractère de généralité qui manquait jusqu'ici aux études anatomiques analogues, j'ai examiné plus de deux cents espèces de plantes, réparties entre trente-deux familles de Monocotylédones.

Les matériaux ont été fournis par le Jardin botanique de Nancy, et, pour les plantes exotiques, par les serres du Muséum, où le regretté M. Decaisne m'avait autorisé à puiser. Enfin, M. Naudin a gracieusement mis à ma disposition les plantes du Jardin d'Antibes, et m'a permis ainsi d'étendre mes recherches à des espèces qu'on se procure difficilement à l'état vivant. Je saisis cette occasion pour exprimer à M. Naudin toute ma reconnaissance.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Les nombres placés entre parenthèses indiquent le grossissement linéaire.

PLANCHE 9.

Fig. 1-5. *Iris sibirica*.

Fig. 1-4. Plantule de germination d'*Iris sibirica*.

Fig. 1. Coupe longitudinale d'une plantule passant par le plan médian des feuilles. — *t*, tige; *r*, racine principale; *f*, faisceau destiné au cotylédon; *c*, corps central dans lequel les faisceaux de la racine se continuent avec ceux de la tige. (10.)

Fig. 2. Coupe transversale de la racine principale pratiquée au niveau *xx'*. — *p*, parenchyme cortical; *end*, endoderme; *r*, assise pérícambiale simple; *l*, lames vasculaires; *i*, ilots libériens. (100.)

Fig. 3. Coupe transversale de la plantule pratiquée au niveau *x₁ x₁'*, dans la région où les lames vasculaires et les ilots libériens sont devenus confluent. — *l*, lames vasculaires; *i*, plages libériennes; *v*, vaisseaux du cotylédon; *r*, assise pérícambiale toujours simple; *end*, endoderme. (100.)

Fig. 4. Coupe transversale de la plantule pratiquée au niveau $x_2 x'_2$ dans la région qui est caractérisée comme tige. — *v*, vaisseaux du cotylédon; *f*, faisceaux libéroligneux de la tige; *end*, endoderme dont les cellules, dépourvues de plissements, se cloisonnent çà et là; *n*, couche à plusieurs assises, formée par la multiplication de l'assise périphérique du cylindre central. C'est dans cette couche que se développent les racines et les faisceaux qui les rattachent à la tige. (100.)

Fig. 5. Coupe longitudinale du point végétatif d'*Iris sibirica* pratiquée parallèlement au plan principal des feuilles. — *s*, sommet de la tige où sont marquées d'une croix : les cellules initiales pour l'épiderme *ep*, toujours différencié, et les cellules initiales communes à l'écorce et au corps central; *b*₁, région où le cloisonnement indique la formation d'une feuille; *b*₂, feuille déjà indiquée sous la forme d'un bourrelet. Au-dessous des ébauches de feuilles, on aperçoit les deux régions de la tige : écorce *ec*, corps central *c*, séparées par un anneau *m* où persiste le méristème primitif. (150.)

Fig. 6-9. *Marica Northiana*.

Coupes transversales du rhizome montrant l'évolution définitive des tissus à la limite de l'écorce et du corps central.

Fig. 6. Section de la tige à l'état adulte. — *ec*, écorce; *c*, corps central; *r*, racines dont les faisceaux viennent s'insérer sur le réseau de faisceaux *fr*; faisceaux communs *f*; *end*, endoderme. (5.)

Fig. 7. Coupe transversale d'une région très jeune du rhizome, dans la partie qui sépare l'écorce du corps central. — *c*, corps central avec l'ébauche de deux faisceaux libéroligneux *f*; *ec*, écorce; *cr*, cellules à cristaux. Entre ces deux régions, on trouve le reste du méristème primitif *m*. (150.)

Fig. 8. Coupe transversale située un peu plus bas que la précédente, dans laquelle on voit les faisceaux du réseau radicifère *fr* s'organiser à l'état procombial; *end*, endoderme pourvu des plissements caractéristiques. (150.)

Fig. 9. Cette coupe est pratiquée dans une région âgée de la tige. — *ec*, écorce; *c*, cellules périphériques du corps central lignifiées; *end*, endoderme dont les parois sont épaissies et affectent la forme en V. (150.)

Fig. 10. *Iris Sambucina*.

Aspect du point végétatif montrant les bourgeons *b*₁, *b*₂, et l'ébauche d'un appareil reproducteur *a* formé de trois entre-nœuds; *f*, *f'*, faisceaux se rendant aux feuilles. (70.)

Fig. 11. *Iris Guldenstœdtiana*.

Coupe transversale du pédoncule floral à la limite de l'écorce et du corps central. — *ec*, écorce parenchymateuse; *c*, corps central; *g*, gaine prosenchymateuse constituée aux dépens des assises extérieures du corps central. (100.)

PLANCHE 10.

 Fig. 12, 13. *Sisyrinchium striatum*.

Fig. 12. Coupe longitudinale d'une pousse pratiquée parallèlement au plan principal des feuilles. — *r*, racines en voie de formation. (10.)

Fig. 13. Fragment grossi de la coupe longitudinale précédente représenté dans la région où se constitue l'ébauche d'une racine. — *ec*, parenchyme cortical; *c*, corps central. Les assises internes de l'écorce organisent la coiffe de la jeune racine en *cf*. Ébauche du parenchyme cortical de la jeune racine en *q*; ébauche de son cylindre central en *o*; *end*, cellules où apparaîtront les plissements caractéristiques de l'endoderme. (150.)

 Fig. 14. *Sisyrinchium bermudianum*.

Coupe transversale pratiquée dans la région où les tissus sont définitivement constitués. — *ec*, écorce; *end*, endoderme; *n*, assise périphérique du cylindre central où l'on aperçoit quelques cloisons; *f*, faisceaux communs. (150.)

 Fig. 15-19. *Ruscus aculeatus*.

Fig. 15. Coupe longitudinale d'une plantule en germination montrant un fragment de tige souterraine *ts* et de tige aérienne *ta*. — *r*, racine; *b*, bourgeon; *end*, endoderme; *g*, gaine de prosenchyme.

Cette coupe montre que l'endoderme est extérieur à la gaine du parenchyme. (5.)

Fig. 16. Coupe transversale de la plantule en germination du *Ruscus* pratiquée dans l'axe souterrain en *xx'*. — *ec*, parenchyme cortical; *c*, corps central; *f*, faisceaux libéro-ligneux; *end*, endoderme; *n*, assise périphérique du cylindre central qui doit s'organiser en un méristème spécial : la couche dictyogène. (150.)

Fig. 17. Coupe transversale de la plantule en germination du *Ruscus* pratiquée dans l'axe aérien en *x₁x'₁*. — *ec*, parenchyme cortical; *c*, corps central dont les cellules internes sont à parois minces, tandis que les cellules externes forment, en épaississant leurs parois, la gaine prosenchymateuse *g*. (150.)

Fig. 18. Coupe transversale d'une ébauche de racine dans l'axe souterrain des *Ruscus*. — *ec*, parenchyme cortical; *cf*, coiffe de la racine formée aux dépens de l'écorce; *q*, parenchyme cortical de la racine; *o*, son corps central; *end*, endoderme; *cl*, cellules du parenchyme cortical flétries, au contact de la coiffe de la racine. (120.)

Fig. 19. Fragment de la coupe transversale de l'axe souterrain du *Ruscus*. — *ec*, écorce; *end*, endoderme; *n*, assise périphérique dont les cellules offrent le début du cloisonnement qui doit les transformer en méristème producteur des racines et du réseau. (150.)

PLANCHE 11.

Fig. 20-22. *Hedychium coronarium*.

Fig. 20. Coupe transversale du rhizome à la limite de l'écorce et du corps central. — *ec*, écorce; *end*, endoderme; *fr*, faisceaux du réseau réduits à un ou deux vaisseaux noyés dans des plages libériennes *l*. (150.)

Fig. 21. Fragment de corps central d'*Hedychium coronarium* isolé par l'ébullition dans la potasse, et coloré par la fuchsine. Il montre le réseau formé par les anastomoses des faisceaux communs *f*, et, au-dessus de lui, le réseau radicifère *fr* formé par les faisceaux intermédiaires entre la tige et la racine; *rr*, insertions de racines; *b*, boutonnières servant à la sortie des faisceaux communs qui abandonnent le corps central pour se rendre aux feuilles. (4.)

Fig. 22. Fragment grossi du réseau précédent. — *fr*, faisceaux du réseau radicifère; *f*, faisceaux communs; *a*, point d'attache des faisceaux du réseau radicifère sur les faisceaux communs. (150.)

Fig. 23. *Curcuma elata*.

Coupe longitudinale du point végétatif. — *s*; sommet montrant l'épiderme différencié *ep*; ses cellules initiales et les cellules initiales communes de l'écorce et au corps central sont marquées d'une croix; *b*₁, ébauche de feuilles indiquées par des cloisonnements perpendiculaires à la surface du cône végétatif; *b*₂, feuille déjà accusée sous la forme de bourrelet saillant; *b*₃, base de feuille âgée; *ec*, écorce; *c*, corps central; *m*, couche de méristème primitif persistant à la limite de l'écorce et du corps central; *l*, file de cellules où se développent plus tard les faisceaux de procambium; *f*, faisceau de procambium. (150.)

Fig. 24. *Zingiber officinale*.

Coupe transversale montrant la limite entre l'écorce et le corps central. — *end*, endoderme; *fr*, faisceaux du réseau radicifère. (150.)

Fig. 25-27. *Musa paradisiaca*.

Coupes longitudinales montrant l'évolution des tissus à la limite de l'écorce et du corps central. (150.)

Fig. 25. Région très jeune située à quelque distance du sommet. — *ec*, cellules internes de l'écorce en voie de cloisonnement; *c*, corps central; *n*, méristème (couche dictyogène) où s'organisent les cordons de procambium *p* destinés à former les faisceaux du réseau.

Fig. 26. Région un peu plus âgée. — *ec*, cellules internes de l'écorce; *c*, corps central; *p*, faisceaux du réseau radicifère constitués à l'état de procambium.

Fig. 27. Région adulte où la différenciation est terminée. — *ec*, écorce; *c*, corps central; *f*, faisceaux communs; *fr*, faisceaux du réseau radicifère; l'assise *end* représente l'équivalent de l'endoderme.

Fig. 28. *Polygonatum vulgare*.

Coupe transversale du rhizome à la limite de l'écorce et du corps central. — *ec*, écorce ; *c*, corps central ; *l*, lacunes du parenchyme ; *f*, faisceau commun ; *fr*, faisceaux à cellules ponctuées du réseau radicifère ; *n*, assise périphérique du cylindre central. (150.)

 Fig. 29. *Juncus maritimus*.

Coupe transversale du rhizome à la limite de l'écorce et du corps central. — *ec*, écorce ; *end*, endoderme ; *c*, corps central ; *f*, faisceaux communs ; *n*, couche dictyogène où s'organisent les faisceaux du réseau. (150.)

PLANCHE 12.

 Fig. 30-32. *Asphodelus luteus*.

Fig. 30. Coupe transversale de la tige souterraine d'*Asphodelus luteus* dans la région où la différenciation des tissus n'est pas achevée. Les parties teintées en gris représentent les régions de tissus à l'état durable, les parties claires représentent les tissus en voie de division. — *ec*, écorce ; *c*, corps central renfermant les faisceaux libéroligneux *f* où les vaisseaux spiralés sont formés ; *m*, anneau de méristème primitif qui persiste à la limite de l'écorce et du corps central. (5.)

Fig. 31. Partie grossie de la coupe précédente. — *ec*, écorce ; *c*, corps central ; *f*, faisceau à l'état procambial ; *m*, cellules du méristème primitif séparant l'écorce du corps central avant la constitution des racines. (150.)

Fig. 32. Coupe transversale de la tige d'*Asphodelus luteus* dans la région où la couche dictyogène s'organise. — *ec*, écorce dont les cellules internes *e* sont encore en voie de cloisonnement ; *n*, cellules périphériques du corps central où les faisceaux du réseau vont s'organiser.

 Fig. 33 et 34. *Æchmea fulgens*.

Fig. 33. Coupe transversale de la tige souterraine représentant la face inférieure à la limite de l'écorce et du corps central. — *ec*, écorce ; *end*, endoderme dont les cellules sont dissociées ; *f*, faisceaux communs ; *fr*, faisceaux du réseau radicifère. (150.)

Fig. 34. Coupe transversale de la tige souterraine représentant la face supérieure à la limite de l'écorce et du corps central. — *ec*, écorce dont les cellules sont gorgées de grains d'amidon ; la grosseur de ces grains diminue graduellement jusqu'aux assises extérieures du corps central *m*, dont les cellules sont dépourvues d'amidon ; *c*, corps central ; *f*, faisceaux communs. Les faisceaux du réseau manquent ici. (150.)

La figure 34 bis montre une cellule corticale isolée avec les grains d'amidon pourvus chacun d'un corps protoplasmique (leucite).

 Fig. 35-38. *Convallaria maialis*.

Fig. 35. Coupe longitudinale du point végétatif. — *s*, sommet où les cellules marquées d'une croix représentent les cellules initiales pour l'épiderme *ep*,

toujours individualisé, et celles qui sont communes à l'écorce et au corps central.

b_1 , ébauche d'une feuille indiquée par le cloisonnement des cellules du cône végétatif; b_2 , ébauche de feuille sous la forme de bourrelet; m , méristème primitif qui persiste à la limite de l'écorce ec et du corps central c . (150.)

Fig. 36. Coupe transversale d'un entre-nœud dans la région où s'accomplit la différenciation définitive des tissus. — ec , écorce dont les assises internes achèvent de se cloisonner; la dernière assise end deviendra l'endoderme; c , corps central; f , faisceaux communs; n , assise périphérique du cylindre central qui reste simple. (150.)

Fig. 37. Coupe transversale d'un nœud dans une région renfermant l'ébauche d'une racine. — ec , corps central; f , faisceaux communs; r , ébauche de racine. (150.)

Fig. 38. Coupe entière d'un entre-nœud montrant l'écorce ec , le corps central c , l'endoderme end , et les faisceaux libéroligneux communs; il n'y a pas de réseau. (6.)

Fig. 39. *Tradescantia virginica*.

Coupe du rhizome dans un entre-nœud. — ec , écorce; c , corps central; f , faisceau commun; end , endoderme dissocié; n , assise périphérique du cylindre central. (150.)

Fig. 40. *Sagittaria sagittifolia*.

Insertion vasculaire d'une racine sur le corps central de la tige. — end , endoderme; ec , écorce avec lacunes l ; c , corps central; v , vaisseaux rayés de la racine s'anastomosant entre eux pour former le réseau r d'insertion à la périphérie du corps central; n , assise périphérique du cylindre central. (100.)

PLANCHE 13.

Fig. 41, 42. *Antholyza aethiopica*.

Fig. 41. Coupe longitudinale d'un bulbe. — b , bulbe âgé; b_1 , bulbe de remplacement; ec , écorce très développée dont les cellules renferment de l'amidon; c , corps central; f , faisceaux médians des feuilles accompagnés des faisceaux du bourgeon axillaire a ; r , racines que le système des faisceaux du bourgeon développe au sein du parenchyme du bulbe; x , région située à la base du bulbe de remplacement et où se développe le réseau des racines. (2.)

Fig. 42. Coupe longitudinale de la région x du bulbe jeune, montrant l'organisation des faisceaux sur lesquels s'appuieront les racines adventives. — ec , écorce dont les cellules se cloisonnent; n , couche dictyogène au sein de laquelle se trouvent les faisceaux du réseau radicaire à l'état procambial. L'endoderme apparaîtra sur l'assise corticale interne end . (70.)

Fig. 43. *Anomatheca juncea*.

Coupe longitudinale d'un jeune bulbe en germination. — b , bulbe offrant un corps central très réduit, une écorce ec très développée; r , racine insérée à la base du corps central; p , pousse feuillée résultant de la germination d'un bulbe et portant une racine r' à sa base. (5.)

Fig. 44. *Gladiolus communis* L.

Coupe transversale du corps central d'un bulbe. — écorce, *ec*; *end*, endoderme pourvu des plissements caractéristiques; *f*, faisceaux libéroligneux situés dans le corps central *c*. (100.)

 Fig. 45. *Iris Xiphium*.

Coupe transversale pratiquée à la base du bulbe écailleux d'*Iris Xyphium*, montrant à la limite de l'écorce *ec* et du corps central *c* le méristème *n*, dans lequel les faisceaux d'insertion des racines, ainsi que ces organes, prennent naissance. Ce méristème est accompagné d'un cloisonnement dans les assises internes de l'écorce. (200.)

 Fig. 46. *Dioscorea batatas*.

Coupe transversale du rhizome montrant l'écorce et la périphérie du corps central. — *s*, liège qui remplace l'épiderme; *ec*, écorce; *c*, corps central; *f*, faisceau libéroligneux commun; *n*, assise périphérique du cylindre central à peine distincte des autres assises; *fr*, faisceau du réseau radicifère. (150.)

 Fig. 47. *Vanilla planifolia*.

Coupe transversale de la tige montrant la nature spéciale de la gaine qui sépare l'écorce du corps central. — *c*, corps central avec un faisceau libéroligneux *f*; *ec*, écorce; *end*, gaine de cellules petites, à parois lignifiées, représentant un endoderme à assises multiples. (150.)

 Fig. 48. *Monstera fenestrata*.

Coupe transversale de la tige montrant la limite de l'écorce et du corps central dans la région qui porte les racines. — *end*, endoderme; *gs*, cellules scléreuses formant une gaine superposée à l'endoderme; *fr*, faisceaux du réseau radicifère; *f*, faisceaux communs. (150.)

 Fig. 49. *Aponogeton distachyum*.

Coupe transversale du bulbe. — *ec*, écorce; *c*, corps central; *end*, endoderme; *fr*, faisceau du réseau radicifère. (150.)

PLANCHE 14.

 Fig. 50, 51. *Agropyrum repens*.

Fig. 50. Coupe transversale de la tige à la limite de l'écorce et du corps central après l'action de la potasse. — *ec*, écorce; *c*, corps central; *end*, endoderme; les assises extérieures du corps central sont à parois épaissies et ponctuées. (300.)

Fig. 51. Coupe transversale d'un nœud de la tige dans la région où naissent les racines adventives. — *c*, corps central; *ec*, écorcé; *f*, faisceaux libéroligneux communs; *n*, couche dictyogène issue de l'assise périphérique; *end*, cellules

destinées à constituer l'endoderme. Cette coupe montre une ébauche de racine pourvue de la coiffe, de l'écorce et du corps central. (150.)

Fig. 52, 53. *Zea Maïs*.

Fig. 52. Coupe transversale du nœud d'une jeune plantule, dans une région où les faisceaux libéroligneux *f* achèvent de se constituer. — *ec*, écorce; *c*, corps central; *r*, racines en voie de formation. Au centre de la tige, on aperçoit un certain nombre de faisceaux à l'état procambial *fn*, qui représentent les faisceaux du nœud. Ils sont, comme on peut le voir, indépendants des racines. (15.)

Fig. 53. Partie de la coupe précédente, plus grossie. Le parenchyme interposé entre les faisceaux communs *f* s'organise en cordons de procambium *fn*. (150.)

Fig. 54. *Arundo donax*.

Coupe transversale de la tige à la hauteur d'un nœud. — *ec*, écorce; *c*, corps central avec un faisceau libéroligneux *f*; *end*, endoderme; *n*, produits de la couche dictyogène, et parmi eux les faisceaux *fr* du réseau radicifère. (150.)

Fig. 55-57. *Bambusa mitis*.

Coupes pratiquées dans les nœuds au voisinage de l'insertion des racines. Elles montrent quelques-unes des phases de la formation des vaisseaux. (300.)

Fig. 55. File de cellules larges destinée à constituer un vaisseau; les parois les plus jeunes sont encore minces, les plus âgées se renflent en lentille biconvexe.

Fig. 56. Vue de deux files analogues à la précédente, dans la direction de sa longueur; le protoplasma et le noyau s'accumulent sur les faces des cloisons transversales déjà gonflées.

Fig. 57. File de cellules vasculaires au moment où les parois latérales s'épaississent et se lignifient, les cloisons transversales ont pris la forme de lentilles épaisses dont les faces convexes sont tapissées par une couche mince de protoplasma, qui persistera seule après la résorption de ces cloisons.

Fig. 58, 59. *Zebrina discolor*.

Fig. 58. Coupe transversale dans un nœud au niveau d'insertion des racines adventives. — *c*, corps central; *ec*, écorce; *r*, racine adulte; *r'* racine en voie de formation; *end*, endoderme; *fr*, faisceaux du réseau radicifère; *f*, faisceaux communs. (12.)

Fig. 59. Coupe transversale située au-dessous de la précédente, et au niveau de l'insertion de la feuille et du bourgeon. — *c*, corps central; *ec*, écorce; *fr*, faisceaux du réseau radicifère; *f*, faisceaux communs reliés dans toute l'étendue de la tige par des anastomoses. (12.)

Fig. 60. *Crinum americanum*.

Coupe transversale de la tige dans la région où s'insèrent les racines adventives. *fr*, faisceaux du réseau radicifère; *ec*, écorce. (150.)

PLANCHE 15.

Fig. 61-64. *Aloe chinensis*.

Fig. 61. Coupe longitudinale de l'*Aloe chinensis* dans la région où l'assise périphérique du cylindre central devient l'assise génératrice du méristème secondaire. — *ec*, écorce dont les cellules internes renferment de l'amidon; *n*, assise périphérique du cylindre central devenue génératrice; *c*, corps central avec un faisceau à l'état procambial *f*. (150.)

Fig. 62. Coupe transversale de la tige dans la région où le méristème secondaire devient actif. — *ec*, écorce; *c*, corps central; *n*, méristème secondaire. (150.)

Fig. 63. Coupe transversale de la même tige à un niveau plus bas, montrant au sein du méristème secondaire *n* les faisceaux *f'* à l'état procambial ainsi que les faisceaux *f* déjà différenciés, formés par son activité. — *ec*, écorce dont les cellules internes renferment des paquets de raphides *ra*. (150.)

Fig. 64. Coupe transversale de la tige dans la région souterraine où toutes les racines sont développées. Là le méristème secondaire est éteint. — *ec*, écorce; *n*, tissu formé par le méristème secondaire; *fr*, faisceaux en connexion avec les racines; *end*, endoderme. (150.)

Fig. 65, 66. *Agave americana*.

Fig. 65. Coupe transversale d'un stolon, située au-dessous de la région feuillée et des racines qu'elle développe. — *c*, corps central; *ec*, écorce; *end*, endoderme, dont les cellules sont déjà dissociées; *n*, assise périphérique du cylindre central. (150.)

Fig. 66. Coupe transversale du même stolon, située plus près de la pousse feuillée. — *c*, corps central; *ec*, écorce; *n*, méristème secondaire issu de l'assise périphérique du cylindre central dans lequel les faisceaux des racines vont se former. (150.)

Fig. 67-69. *Yucca gloriosa*.

Fig. 67. Coupe transversale d'une plantule de germination, à la base de la tige. — *c*, corps central; *ec*, écorce; l'assise *n*, immédiatement appliquée contre les faisceaux, commence à se cloisonner pour former le méristème secondaire. (150.)

Fig. 68. Coupe transversale de la même plantule située au-dessus de la précédente. — Le méristème secondaire est déjà très développé, quelques faisceaux *fr* s'y sont formés, et servent d'intermédiaire entre les racines et la tige. (150.)

Fig. 69. Coupe longitudinale d'une plantule de germination dans la région qui sépare la tige de la racine. — *n*, méristème secondaire issu de l'assise périphérique qui se continue avec le péricambium *ap*; *end*, endoderme dont les cellules se divisent activement dans la tige. (150.)

PLANCHE 16.

Fig. 70. *Aletris fragrans*.

Coupe transversale de la tige dans la région où le méristème secondaire prend naissance. — *ec*, écorce ; *n*, ébauche du méristème secondaire ; *c*, corps central ; *ec*, écorce ; faisceau commun *f*. (150.)

Fig. 71-76. *Pandanus odoratissimus*.

Fig. 71. Ébauche d'une racine adventive à la surface de la tige. — *ec*, écorce ; *r*, racine pourvue de coiffe, d'écorce et du cylindre central ; *c*, corps central de la tige ; *fr*, faisceaux de la racine à l'état procambial. (12.)

Fig. 72. Coupe longitudinale d'un fragment de tige de *Pandanus* développant deux racines *rr'*. Les faisceaux *fr* de la racine *r* s'insinuent entre les faisceaux communs *f*, et s'appliquent profondément à eux. (10.)

Fig. 73, 74. Coupes transversales de la tige de *Pandanus odoratissimus*, montrant l'évolution des tissus à la limite du corps central et de l'écorce. — *ec*, écorce ; *c*, corps central ; *end*, endoderme. (150.)

Fig. 75. Partie grossie de la figure 71, montrant, au milieu des faisceaux communs *f*, les faisceaux de la racine *fr* à l'état procambial. (150.)

Fig. 76. Coupe du corps central d'une racine montrant l'ébauche des faisceaux *fr* des radicelles, au milieu du parenchyme intercalé entre les lames vasculaires et les îlots libériens. (150.)

Fig. 77. *Freycinetia nitida*.

Coupe de la tige, parallèle à son axe, perpendiculaire à l'axe d'une racine adventive, et située au lieu d'insertion de celle-ci. Elle montre la pénétration des faisceaux libéroligneux qui unissent le système vasculaire de la racine à celui de la tige. — *f*, faisceaux communs ; *fr*, faisceaux de la racine constitués par quelques vaisseaux et cellules de liber entourés d'un arc fibreux.

Fig. 78. Vue très réduite d'un tronc de *Pandanus bromeliaefolius* montrant la forme conique des troncs des arbres de cette famille. — *r*, racines adventives.

Fig. 79. *Rhapis flabelliformis*.

Partie de la section transversale de la tige de *Rhapis flabelliformis*. — *ec*, écorce renfermant les cordons fibreux *fb* ; *c*, corps central contenant les faisceaux communs *f* ; *r*, insertion d'une racine dont les faisceaux *fr* pénètrent entre les faisceaux communs et s'accroissent plus ou moins profondément à ceux-ci. (15.)

Fig. 80, 81. *Sabal Adansonii*.

Fig. 80. Coupe longitudinale de la tige montrant l'inflexion particulière que subit celle-ci au voisinage du sommet. — *c*, corps central ; *ec*, écorce ; en *fr*, se voient les faisceaux du réseau radicifère coupés en section droite ; *r*, ébauche d'une racine. (3.)

Fig. 81. Coupe transversale de la tige, le bord concave est celui qui est tourné vers le sommet de la tige. — *ec*, écorce renfermant les cordons fibreux ; *c*, corps central contenant les faisceaux communs *f* ; il n'existe pas d'endoderme ni de gaine externe, et le contour extérieur du corps central est indiqué au voisinage des racines par les faisceaux du réseau radicifère *fr*. (3.)

Fig. 82. *Alstræmeria Ligtu*.

Coupe transversale de la tige souterraine montrant la limite de l'écorce et du corps central. — *c*, corps central ; *ec*, écorce ; *f*, faisceaux communs ; *end*, endoderme formé de plusieurs assises cellulaires. (150.)

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

ZOOLOGIE. — Les centres nerveux : structure, fonctions, distribution anatomique chez les Vertébrés.

BOTANIQUE. — Caractères et grandes divisions des Composées.

GÉOLOGIE. — De l'Infra-lias, et plus particulièrement des couches inférieures. Leurs caractères stratigraphiques et paléontologiques.

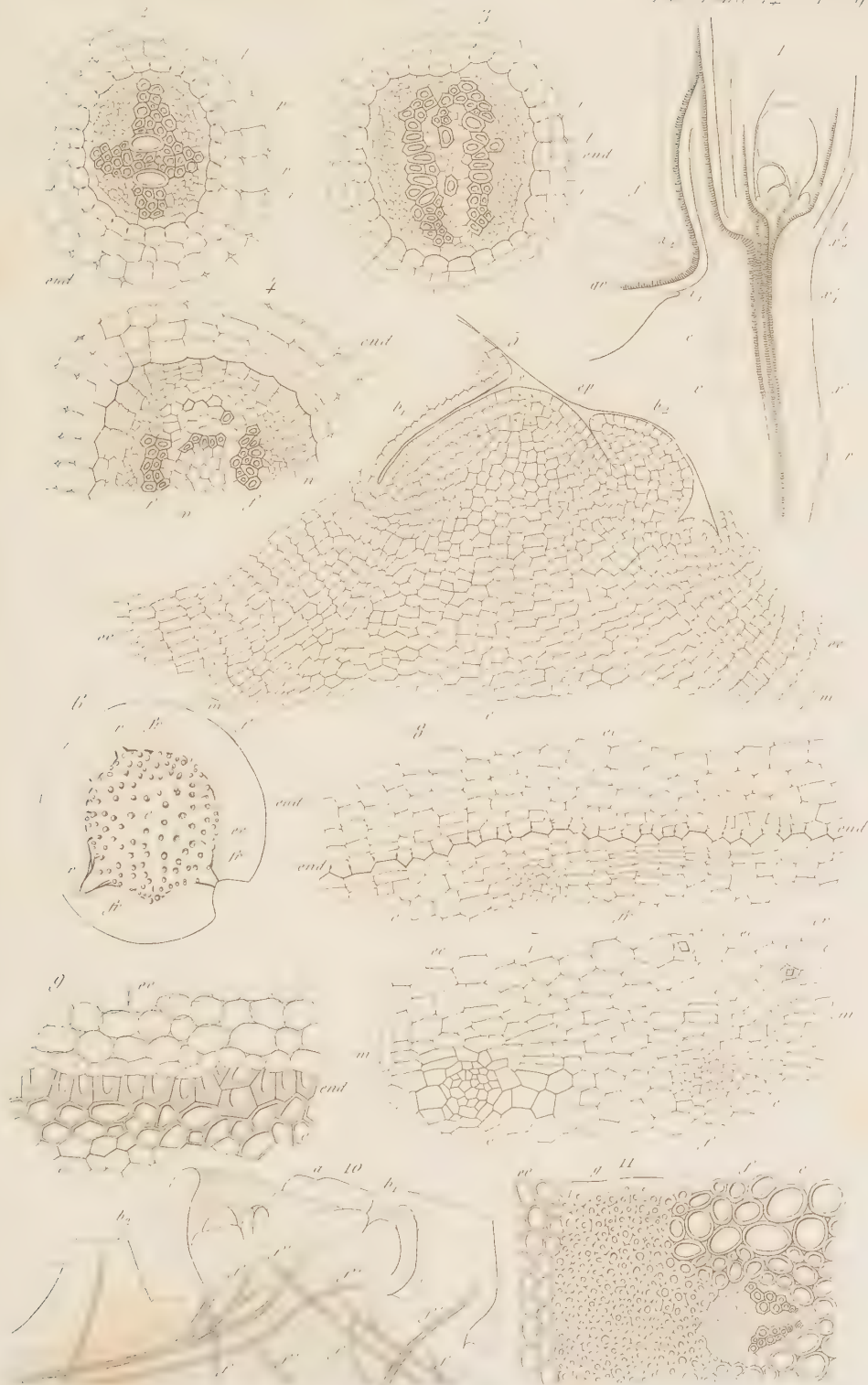
Vu et approuvé, Paris, le 22 septembre 1882,

Le Doyen de la Faculté des sciences,
MILNE-EDWARDS.

Vu et permis d'imprimer, le 23 septembre 1882,

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

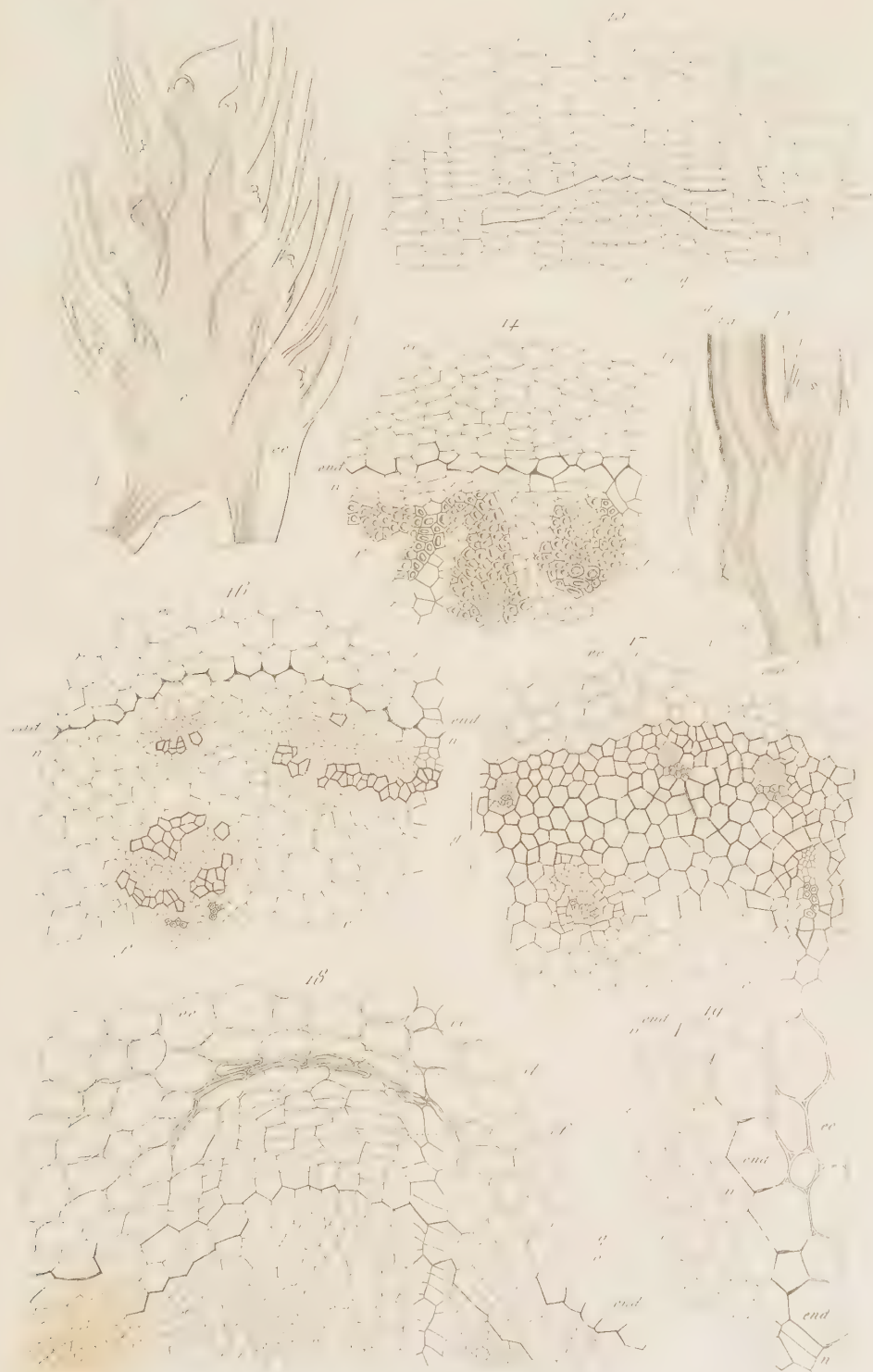


L. Mangin del.

Pierre sc.

1-5, 10, 11, *Iris*. — 6-9, *Marica*.

Imp. A. Salmon, Paris.



L. Mongin del.

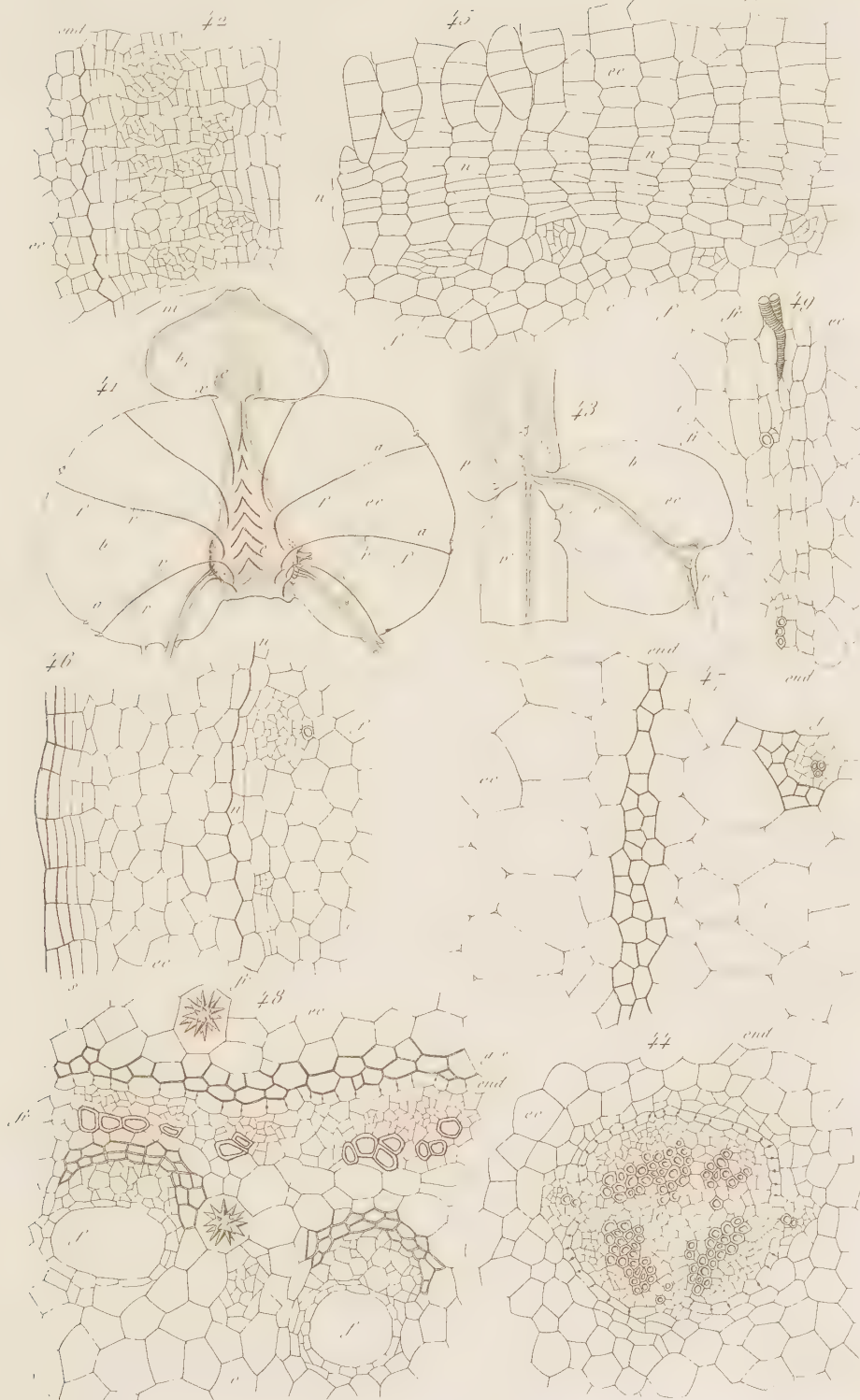
12-14. *Nisyrinchium*. — 15-19. *Ruscus*.

Imp. A. Salmon, Paris.



L. Mangin del.

30-32, *Asphodelus*. — 33-34, *Ficaria*. — 35-38, *Convallaria*
39, *Tradescantia*. 40 *Sagittaria*.



L. Mongin del.

Pierre sc.

41-42. *Antholyxa*. — 43. *Anomiatheca*. — 44. *Gladiolus*. — 45. *Iris*.
46. *Dioscorea*. — 47. *Vanilla*. — 48. *Monstera*. — 49. *Aponogeton*

Imp. A. Salmon, Paris.



L. Mongin del.

Pierre sc.

50-51. *Agropyrum*. — 52-53. *Zea*. — 54. *Arundo*. — 55-57. *Bambusa*. —
58-59. *Zebrina*. — 60. *Crinum*.

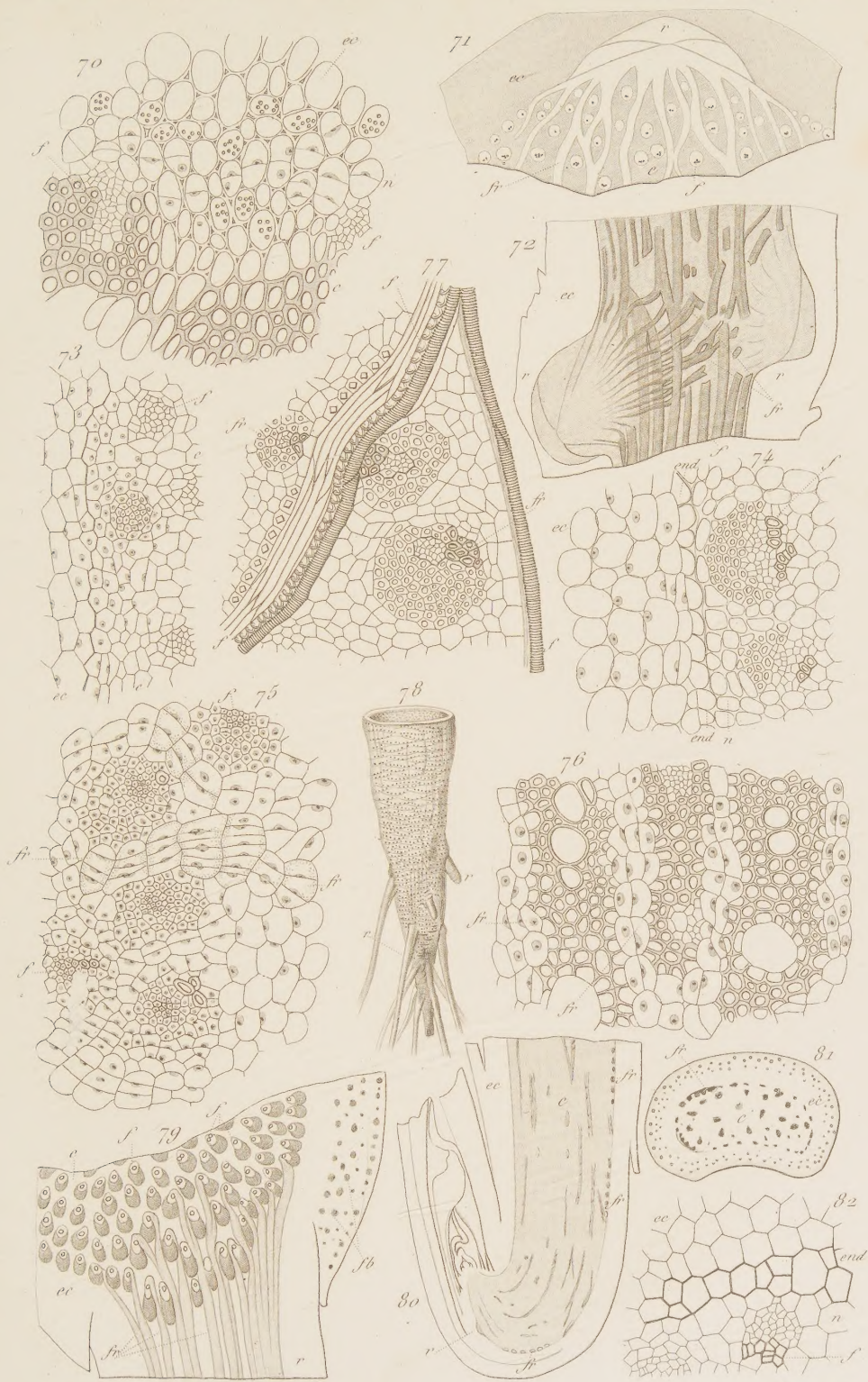


A. Wimper del.

Flora ex.

62 64 Aloe 65 66 Agave 67 69 Yucca

Imp. A. Salmon, Paris.



L. Mangin del.

Pierre se

70. *Aletris*.—71-78. *Pandanus*.—79. *Rhapis*
80-81. *Sabal*.—82. *Alstræmeria*.

Imp. A. Salmon, Paris.

